

H.B. Haefelfinger

1958

DR. HANS-RUDOLF HAEFELFINGER

BEITRÄGE ZUR
VERGLEICHENDEN ONTOGENESE DES
VORDERHIRNS BEI VÖGELN

BEITRÄGE ZUR
VERGLEICHENDEN ONTOGENESE
DES VORDERHIRNS BEI VÖGELN

Inauguraldissertation
zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

VON JOHANN RUDOLF HAEFELFINGER
aus Basel



Basler Druck- u. Verlagsanstalt

Basel 1958

Genehmigt von der
Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der
Herren Professoren Dr. A. Portmann und Dr. R. Geigy.

Basel, den 14. Mai 1957

Der Dekan : Prof. DR. W. BECKER



INHALT

Einleitung	11
Zeichenerklärung	12
Verzeichnis der Abkürzungen	13
1. Die bisherigen Untersuchungen	15
2. Material und Methode	24
3. Die ontogenetische Differenzierung des Gehirns	28
a) Psittaciformes	28
b) Passeriformes	46
c) Strigiformes	60
d) Apodiformes	64
e) Casuariiformes	70
f) Coraciiformes	73
4. Bemerkungen zur Histologie	81
5. Diskussion	86
a) Vergleich der frühen Embryonalstadien mit dem Reptilienhirn	86
b) Das Problem der Gliederung der Hemisphären in ontogenetischer Sicht	87
c) Der dynamische Ablauf der Kerndifferenzierung	90
d) Die morphologische Bewertung des Schlüpfmoments	92
e) Das Problem der Homologisierung	96
Zusammenfassung	97
Literatur	98

EINLEITUNG

Seit über zwei Jahrzehnten werden in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese der Vögel durchgeführt. Diese haben unter anderm seit 1941 auch zu Studien über die Entwicklungsweise und den Differenzierungsgrad des Gehirns geführt.

SUTTER [1941] und KOCHER [1948] beschäftigten sich mit der biometrischen Entwicklung während der Embryonal- und Postembryonalzeit, während SCHIFFERLI [1948] den Myelinisationsprozeß im Verlaufe der Ontogenese studierte. Untersuchungen über die Kerngebiete des Vogelhirnes unternahmen KOCHER (nicht publiziert) am Gehirn von Seglern (Macrochires) und STINGELIN [1955] an Tag- und Nachtraubvögeln. FRITZ [1949] verfaßte eine quantitative Studie über die striatalen Bildungen bei Vögeln.

In einer andern Richtung hat PORTMANN [1946] den Versuch unternommen, einen zahlenmäßigen Ausdruck für die Differenzierungshöhe der verschiedenen Vogeltypen zu finden. Die in diesem Zusammenhang gefundene Methode der Indexbestimmung, die 1946 und 1947 eingehend dargestellt wurde, sollte vor allem auch der Beurteilung der Ontogenese dienen.

Im Verlaufe der Studien erwies es sich als notwendig, eine vergleichende Übersicht der Ontogenese wichtiger Kerngebiete im Vorderhirn vorzunehmen, da dieser Aspekt bisher kaum Beachtung fand.

Die Arbeiten von EDINGER [1903] und ROSÉ [1905] gaben lediglich ein summarisches Bild des ersten Hemisphärenwachstums, das zudem ihrer Aufbauhypothese vom Vorderhirn angeglichen wurde. Erst KAPPERS [1923] verfolgte die Entwicklung des Hühnerhirnes über die ganze Brutdauer. DURWARD [1934] beschrieb die Differenzierung des Paläo- und Neostriatums bei *Passer domesticus*. Eine Darstellung des Wachstums pallialer Zonen findet sich bei KUHLENBECK [1938], während KÄLLÉN [1953], ausgehend von seinen Resultaten bei Reptilien und Säugern, die frühe Embryonalzeit der Vögel beschrieb.

Die vorliegende Arbeit soll nun einen Beitrag zur vergleichenden Ontogenese des Vorderhirns bei Vögeln bilden. Ein erster Abschnitt

gibt eine eingehende Darstellung der bisherigen Arbeiten. Im weitem folgt eine genaue Darstellung der Differenzierung des Vorderhirns bei Psittaciformes und Passeriformes, während verschiedene andere Formen kursorisch betrachtet werden. Zum Schluß wird eine umfassende Diskussion unsere Auffassungen im Vergleich zu denjenigen anderer Autoren klarlegen.

ZEICHENERKLÄRUNG

	Frühe Embryonalzeit	Mittlere Embryonalzeit	Späte Embryonalzeit und Adultzustand
	D 1	Primordium des Neo-Hyperstriatum	Neostriatum Hyperstriatum ventrale Ektostriatum
	D 1		Archistriatum
	D 2	Wulst	Hyperstriatum accessorium Nucleus intercallatus Hyperstriatum dorsale
	D 3		Hippocampus
	B 1 + B 2	Primordium des Paläostriatum	Paläostriatum augmentatum Paläostriatum primitivum
	B 3 + B 4		Eminentia basalis
	Undifferenziert		

VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN

Ab	Augenblase	Lfs	Lamina frontalis superior
As	Archistriatum	Lh	Lamina hyperstriatica
Asd	Archistriatum dorsaler Kern	Lmd	Lamina medullaris dorsalis
Asv	Archistriatum ventraler Kern	Lmdd	Lamina medullaris dorsalis
B 1	Primordium des Paläostriatum augmentatum (Pa)		dorsaler Ast
B 2	Primordium des Paläostriatum primitivum (Ppr)	Ma	Matrix
B 3	} Primordium der Eminentia basalis	Mz	Mantelzone
B 4		Nb	Nucleus basalis
Bg	Blutgefäß	Nc	Nucleus caudatus
Bo	Bulbus olfactorius	Np	Neopallium
Br	Brachium cerebri	Ns	Neostriatum
Ca	Commissura anterior	Os	Opticusstiel
Ci	Capsula interna	Pa	Paläostriatum augmentatum
Cx	Cortex	Pp	Paläopallium
D 1	Primordium des Neo-Hyperstriatum	Ppr	Paläostriatum primitivum
D 2	Primordium des Wulstes	Ps	Paläostriatum Pa + Ppr
D 3	Primordium des Hippocampus	Pt	Putamen
Eb	Eminentia basalis – Septumkerne	Rg	Riechgrube
Ekd	Ektoderm	Ri	«Rinde»
Ep	Ependym	Rp	Riechplatte
Es	Ektostriatum	Sd	Sulcus dorsalis
Fi	Foramen interventriculare	Sip	Sulcus intrapaläostriaticus
Fnp	Fissura neo-paläostriatica	Slh	Sulcus limitans hippocampi
Gp	Globus pallidus	Sv	Sulcus ventralis
H	Hippocampus (Archipallium)	Ss	Sulcus superstriaticus
	H 1 – H 4	Tfa	Tractus fronto-archistriaticus
He	Hemisphäre	To	Tractus olfactorius
Hp	Auswuchsstelle der Hemisphäre	Tol	Tuberculum olfactorium
Hs	Hyperstriatum	Tom	Tractus occipito-mesencephalicus
Hsa	Hyperstriatum accessorium	Tsm	Tractus septo-mesencephalicus
Hsv	Hyperstriatum ventrale	V	Ventrikel
Hsd	Hyperstriatum dorsale	Vall	Vallecula
«K»	Kern	VBo	Ventrikel des Bulbus olfactorius
Ka	Kapillare	Vw	Verwachsungsstelle
		Wu	Wulst
		Zg	Zwischengewebe
		Zt	Zelltyp 1–3

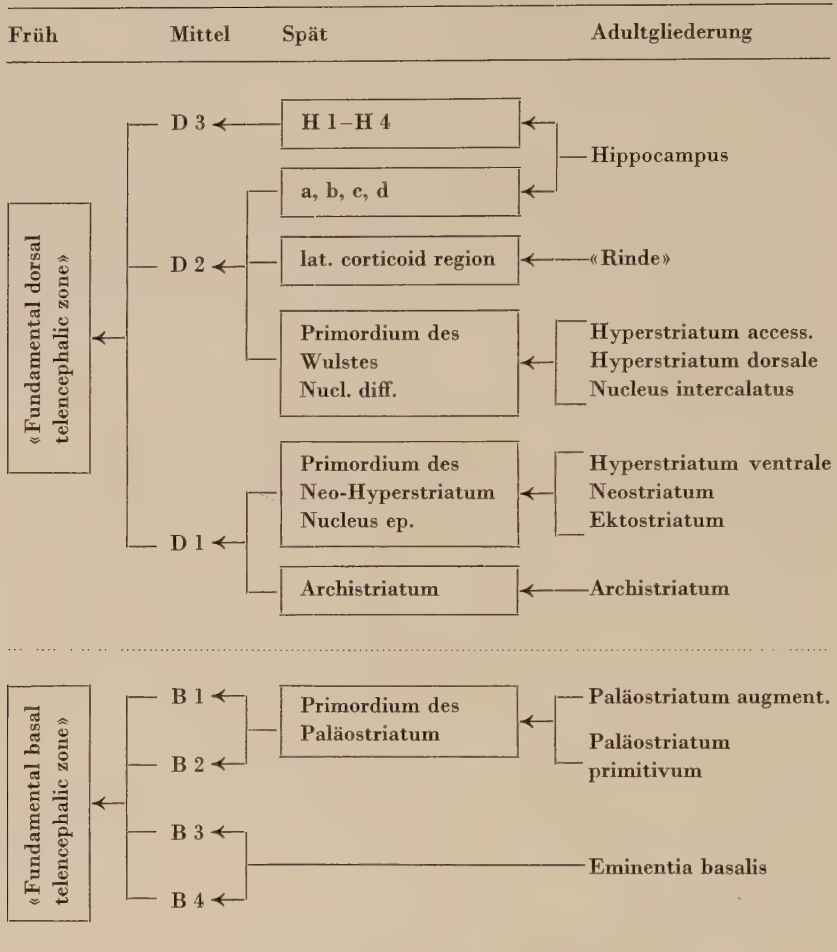
1. DIE BISHERIGEN UNTERSUCHUNGEN

Die strukturelle Ausbildung des Vogelhirns gab immer wieder Anlaß zu eingehenden Untersuchungen. Die meisten Autoren befaßten sich jedoch mit dem Aufbau und der Struktur des Adulthirnes und nur wenige mit der ontogenetischen Entwicklung. Innerhalb des letzteren Gebietes überwiegen die Arbeiten, welche früheste Stadien betreffen und vergleichend oder quantitativer Art sind. Vielfach sind es Studien allgemeiner Richtung, die nur als Untersuchungsmaterial Vögel benützen, wie z.B. Probleme der Neuromerie. Untersuchungen über die ontogenetische Differenzierung der Kerngebiete im Sinne einer artspezifischen Entwicklung bis zum definitiven Vogelhirn sind bis jetzt nur vereinzelt unternommen worden.

Zum besseren Verständnis der Arbeit müssen einige nomenklatorische Bemerkungen vorausgeschickt werden. Zur Hauptsache stützen wir uns auf die Arbeiten KUHLENBECKS, da diese unserer Deutung der Kerndifferenzierung am nächsten kommt. Da sich leider die nomenklatorischen Bezeichnungen der Adultform nicht in befriedigender Weise auf das Embryonalstadium übertragen lassen, verwenden wir für die früheste Entwicklungsspanne KUHLENBECKS System der zonalen Gliederung (Tabelle 1). Sobald sich die einzelnen Kerne mit Sicherheit erkennen lassen, wenden wir jedoch die Nomenklatur des Adulthirnes an (zum Teil nach DURWARD). Der Ablauf der Differenzierung wird ebenfalls in Tabelle 1 wiedergegeben. Gleichzeitig wird darin unsere Auffassung über die Großgliederung des Vogelvorderhirnes niedergelegt, das heißt, wir haben KUHLENBECKS Annahme bezüglich der Gliederung seiner «fundamental dorsal telencephalic zone» modifiziert und unseren Ergebnissen angepaßt.

Grundlegend für alle Arbeiten über das Vorderhirn bei Vögeln war bis Anfang dieses Jahrhunderts die Studie BUMMS [1883] über das Großhirn bei Vögeln. So basiert auch die erste Darstellung der Gliederung des Vorderhirnes im Verlaufe der Embryonalzeit durch EDINGER (1903) auf der Hypothese BUMMS: das Striatum sei allseitig von Pallium umgeben. Stützten sich vor EDINGER die Autoren

Tabelle 1. Ontogenetische Gliederung



ausschließlich auf die Verhältnisse im Adulthirn, so unternahm er den Versuch, die obenerwähnte Hypothese anhand embryologischer Studien zu fundieren. Das Studium von Hühnerembryonen brachte die folgenden Ergebnisse. Bis zum fünften Bruttage sind die Wände des Vorderhirnes überall annähernd gleich dick. Erst zu diesem Zeitpunkt bildet sich als basale Verdickung das Striatum, das dann sehr rasch wächst und das Vorderhirnbläschen allmählich erfüllt. Nachträglich dehnt sich die Anlage auch in lateraler Richtung aus. Ende des sechsten Bruttages treten durch eine schmale

zellarme Zone getrennt Striatum (Neo- und Hyperstriatum) und Mesostriatum (Paläostriatum) auf. Da nun das weitere Wachstum des Striatum und Pallium nicht proportional verläuft, so füllt das Striatum sukzessive den ganzen Ventrikelraum auf. Das spätere Fehlen des lateralen Ventrikelhornes wird durch Verödung, das heißt durch Zusammenwachsen erklärt. Eine schmale zellenreiche Zone, die vom dorsalen Ventrikelende nach lateral verläuft, soll diese Naht noch andeuten: äußerlich sichtbar ist sie durch die Vallecula. Die Bahnen des Vorderhirnes zeigen sich relativ früh, so besonders in der basalen Region jene, die zum Thalamus ziehen.

Die Untersuchungen werden jedoch nicht vertieft, insbesondere unterbleibt eine histologische Beschreibung der Regionen. Nachteilig wirkte es sich auch aus, daß EDINGER nur mit Sagittal- und Horizontalschnitten arbeitete. Die Sagittalebene zum Beispiel gibt sehr gute Resultate bei Adulthirnen, die Dynamik des Wachstums dagegen kann nur anhand von Quer-, resp. Frontalschnitten eindeutig verfolgt werden.

Zu einer ganz anderen Auffassung kommt Rosé [1903] im Zusammenhang mit seinen cytoarchitektonischen Untersuchungen des Vogelvorderhirnes. Er studierte ebenfalls Hühnchenembryonen, im speziellen eine Querschnittserie vom achten Bruttag. Rosé ebenfalls geht primär nicht von embryologischen Studien aus; diese sollen vielmehr rückblickend seine Resultate am Adulthirn festigen.

Da er in der Hemisphäre des Adultvogels im Rostralpol kein Pallium findet, zieht er den Schluß, daß dieser Hirnteil auch beim Embryo wegfalle. Indessen läßt die konzentrische Schichtung, welche er im Frontalpol des achttägigen Hühnchenkeimes findet, in ihrer Ausbildung (Schichtung!) eher den Schluß auf ein palliales, denn ein striatales Gebilde zu. Wie sich diese Schichtung, die lange nicht bei allen Vogelembrionen auftritt, weiter entwickelt oder mit was sie sich in späteren Stadien homologisieren läßt, wurde durch Rosé nicht weiter ausgeführt.

Aus den obigen Tatsachen schließt er jedoch, daß im rostralsten Teil des Vorderhirnes die ganze Wandung des sekundären Bläschens Striatum bilde, und deshalb Pallium in dieser Region nicht zu finden sei. In kaudaler Richtung nimmt dann die Striatumbildungspotenz sukzessive ab, indem zuerst die mediane, dann die mediodorsale sowie die dorsale Wandung ihre Beziehung zum Striatum verlieren. Im Occipitalpol bildet nur noch die ventrolaterale und die ventrale Wand des Bläschens striatale Gebiete aus.

Somit wird auch klar, warum EDINGER durch das Studium von Sagittalschnitten zum Schlusse kam, das Striatum sei eine rein basale Wucherung des Vorderhirnes. Querschnitte oder eine Rekonstruktion hätten ihm zeigen können, daß vor allem die laterale Wand Striatum bildet.

Nach ROSÉ beginnt die Rindenentwicklung erst um den vierten Brutttag und erstreckt sich nie über das ganze Vorderhirn. Als Kriterium wird das Auftreten pyramidenförmiger Elemente sowie eine ausgeprägte Schichtbildung angeführt.

Mit Hilfe dieser Kriterien läßt sich zeigen, daß im Vogelvorderhirn nur kleinere Gebiete vorhanden sind, die im definitiven adulten Zustand Rindenbildung aufweisen. Alle andern Stellen zeichnen sich durch Striatumbildung aus, das heißt, die Hemisphärenwand ist stark gewuchert, während die Rindenentwicklung auf einem sehr frühen Stadium eingestellt ist.

Vergleicht man die Arbeiten von EDINGER und ROSÉ miteinander, so ergibt sich, daß sie, ausgehend von den Verhältnissen des Adulthirnes, zu einer Deutung der Ontogenese kommen, die den von beiden aufgestellten Hypothesen am nächsten kommen. Sicher ist, daß ROSÉ die Entstehungsorte des Striatums besser erkannt hat, obgleich seine Ansicht über die Ausdehnung der Rinde noch zur Diskussion gestellt werden muß.

Leider bringt keiner der beiden Autoren histologische Untersuchungen über das Embryonalwachstum. Besonders die Entwicklung der Embryonalzellen zu definitiven Ganglienzellen wurde nicht verfolgt. Ebenso unterließ ROSÉ es, eine klare Definition seiner pyramidenförmigen Elemente zu geben, die er ja als Kriterium für die Rindencharakterisierung betrachtet. Auch über die Entstehung von Faserverbindungen sowie die weitere Differenzierung der Striatumgebiete wird nichts ausgesagt.

Erst KAPPERS [1923] befaßte sich eingehend mit der Ontogenese der Kerngebiete im Vorderhirn. In Querschnitten durch das Vorderhirn eines viertägigen Hühnchenembryos auf der Höhe des Foramen interventriculare beschreibt er vier deutlich unterscheidbare Regionen. Die Basis der Hemisphäre wird durch die Eminentia basalis gebildet. Dieses substriatale Gebiet wird von einigen Autoren als bereits zum Thalamus gehörig betrachtet. Von der Eminentia basalis in Richtung des Hemisphärendaches folgen sich die Anlagen des Paläostriatum, Neostriatum und des Hyperstriatum. Wie eigene Untersuchungen gezeigt haben, ist es allerdings sehr unwahrschein-

lich, daß am vierten Embryonaltag die beiden letzteren Regionen bereits voneinander unterschieden werden können; KAPPERS' Region muß eher als Wulstgebiet (Pallium) gedeutet werden. Ebenso ist die beschriebene Differenzierung des Paläostriatum in Paläostriatum augmentatum und primitivum in diesem Stadium noch verfrüht.

Zusammenfassend sagt KAPPERS, daß das Paläostriatum ganz aus dem Boden des Vorderhirnes, und zwar aus dem rostral des Recessus opticus gelegenen Teiles, das Hyperstriatum ganz aus der primären Vorderhirnrinde entstehe, während das Neostriatum Anteil an beiden Bildungsregionen besitze. Das beweist also, daß die intraventrikulären Vorstülpungen (Proliferationen) verschiedene Bildungszentren aufweisen und nicht ein einheitliches Gebilde sind. Verfolgt man die Proliferationszonen, so zeigt sich, daß auf dem Niveau des Foramen interventriculare das Paläostriatum aus dem Boden des Vorderhirns entsteht und erst in rostraler Richtung die laterale Hemisphärenwand Hauptzentrum der Proliferationen wird. Was die Lage betrifft, werden im Grunde genommen also ROSÉS Resultate bestätigt.

DURWARD [1934] greift das Problem der Differenzierung wieder auf. Er untersucht zu diesem Zwecke Embryonen von *Passer domesticus*. Da sowohl E. SMYTH als auch HUBER und CROSBY am Adulthirn gezeigt haben, daß das Striatum an die Stelle des fehlenden Cortex tritt, will DURWARD diese Thesen in embryologischer Beziehung überprüfen. Die Transversalschnitte durch das Vorderhirn des Sperlings zeigen wiederum deutlich verschiedene Proliferationszonen. Frühe Stadien weisen eine leicht verdickte laterale Hemisphärenwand auf, jedoch tritt noch keine Differenzierung von Kerngebieten auf. Erst in späteren Stadien erkennt man dorso-lateral das Primordium des Neo- und Hyperstriatum, welches sich ungefähr vom rostralen bis kaudalen Pol der Hemisphären erstreckt. Ventrolateral befindet sich das Primordium des Paläostriatum, welches sich sowohl rostral wie kaudal nicht soweit ausdehnt wie die erstere Proliferationszone. Doch ist es raummäßig stärker ausgebildet. Die Trennung der beiden Regionen erfolgt durch die Lamina medullaris dorsalis, die im Ventrikel schon die Fissura neopaläostriatica induziert.

Die weiteren Stadien zeigen, daß das Primordium des Neo-Hyperstriatum in viel stärkerem Maße wächst als dasjenige des Paläostriatum. DURWARD kommt zum Schluß, daß sowohl Neo-

als Hyperstriatum keine genetische Beziehung zum Pallium haben; er betrachtet sie als autochthone Zellmasse, die durch normale Zellvermehrung aus peri-ependymalen Zellen entstehe. Es handelt sich somit um ein reines Dickenwachstum der lateralen Ventrikelwand. Damit wird die Möglichkeit, daß die striatalen Teile kortikale Funktionen übernehmen können, keinesfalls abgelehnt. Vor allem scheint uns wichtig, daß DURWARD für Neo- und Hyperstriatum eine gemeinsame Entstehungszone postuliert, eine Annahme, die durch unsere Untersuchungen bestätigt wird.

Eine Differenzierung von Neo- und Hyperstriatum findet nämlich je nach Vogelart zu verschiedenen Zeiten, aber immer relativ spät in der Embryonalperiode statt.

In diesem Zusammenhang taucht die Frage auf, ob nicht auch das Hyperstriatum dorsale, überhaupt das ganze Wulstgebiet (DURWARDS Cortex) auf ähnliche Weise, das heißt als autochthone Zellmasse entstehen würde. Lassen sich nämlich sowohl Paläostriatum als auch Archistriatum schon früh von der übrigen Zellmasse durch deutliche Grenzen (Lamina medullaris dorsalis) abtrennen, da sich eine schmale zellenarme Zone bildet, so haben wir eine entsprechende Möglichkeit in den dorsolateralen Gebieten nicht. Es zeigt sich höchstens, ausgehend von der dorsalen Ventrikelkante eine dunklere Zellzone, die in der Region der Vallecule, soweit eine solche ausgebildet ist, endet.

Die Entwicklung des Paläostriatum und des Archistriatum wird von DURWARD nicht weiter verfolgt. Ebenso vermißt man eine genaue Darstellung der histologischen Verhältnisse, einzig wird angeführt, daß die Zellen des Archistriatum größer sind als jene des Paläostriatum.

KUILENBECK [1938] befaßt sich mit der Ontogenese und Phylogenese des Cortex beim Hühnchen, streift aber auch das Problem der nicht kortikalen Regionen. Er versucht im Anschluß an die Arbeiten CRAIGIES [ab 1929] über die Cytoarchitektonik des Vogelvorderhirnes die bisherigen Resultate durch embryologische Untersuchungen zu überprüfen. In bezug auf den Cortex der Vögel ergeben sich folgende Ausgangspunkte: 1. der mediale Cortex läßt sich homologisieren mit der Hippocampusformation der Säuger und der medialen Kortikalschicht der Reptilien (sogenannte H-Zonen), 2. der dorsale Cortex der Vögel (Zonen a, b, c, d) ist homolog dem Parahippocampus der Säuger und der dorsalen Kortikalschicht der Reptilien. Als nicht kortikale Schichten werden der Nucleus diffu-

sus sowie der Nucleus epibasalis angesehen. In ähnlicher Weise wie KAPPERS unterscheidet KUHLENBECK im Vorderhirn Entwicklungszonen (Primordien, D 1–D 3, B 1–B 4), das heißt, er unterscheidet «fundamental dorsal telencephalic zones» und «fundamental basal telencephalic zones».

So findet KUHLENBECK im 87stündigen Embryo die Zonen B 1–B 3 sowie D 1–D 3 gut ausgebildet. Noch ist praktisch nur eine Ependymalschicht vorhanden, doch im latero-ventralen Teil (B 1 und B 2) zeigt sich eine erste Wandverdickung. Im 120stündigen Embryo findet er die ersten Anlagen einer Lamina medullaris dorsalis, welche die B-Formation von der D-Formation trennt. Später gliedern sich die D-Zonen in radialer Richtung durch ein schmales, zellenarmes Gebiet, die «lateral corticoid Region» sowie die Regionen a, b, c, d, treten damit auf. Dieses Stadium gleicht auffallend dem Bauplanprinzip des Froschhirns.

Erst beim siebentägigen Embryo entspricht der Hirnbauplan dem eines Sauropsidenhirnes. Die Regionen D 1 und D 2 werden etwa bis zur Lamina medullaris dorsalis von einer dünnen Lamina corticalis bedeckt (l_1). Mit dieser Schicht hängt auch der Nucleus basalis zusammen, der von anderen Autoren dem Paläostriatum zugerechnet wird. Nach KUHLENBECK wird das letztere jedoch aus der B-Formation gebildet, hat also keine genetische Beziehung zur kortikoiden Schicht.

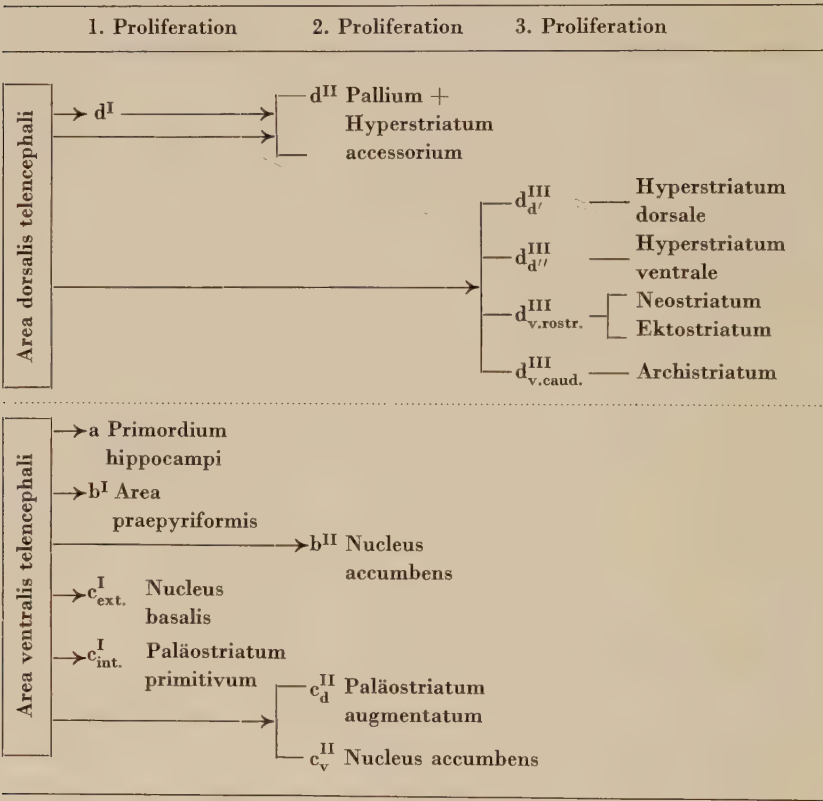
Besonders auffallend ist die Feststellung, daß beim Hühnchen am zwölften Bruttag sämtliche Kerndifferenzierungen beendet sind, respektive alle Grenzen, die wir am Adulthirn beobachten, sind vorhanden. Die spätere Veränderung des Hirnes beruht nur noch auf dem Wachstum des Neuropilems und der Faserzüge. Wir werden später noch auf diese Beobachtung zurückkommen, da sowohl unsere Untersuchungen als auch die in anderem Zusammenhang an der Zoologischen Anstalt getätigten (Organwachstum, Federentwicklung) immer wieder zwischen dem zwölften und vierzehnten Bruttag, respektive Entwicklungstag, auf ein Stadium stoßen, das wichtige Adultmerkmale in sich vereinigt.

KÄLLÉN [1953] behandelt erneut das Problem der Ontogenese des Vogel-Großhirnes. Obgleich er von der oben zitierten Arbeit KUHLENBECKS keine Kenntnis hat, kommt er zu einer Deutung, welche im allgemeinen die Resultate dieses Autors sowie jene DURWARDS bestätigen. KÄLLÉNS Studie steht im Zusammenhang mit seinen Untersuchungen an Reptilien- und Säugerhirn sowie mit

Neuromeriestudien; er wählt deshalb eine Nomenklatur, die ihm die Homologisierung vereinfacht.

Das vordere primäre Nervenrohr gliedert er ebenfalls in einen dorsalen und ventralen Teil, seine «Area dorsalis telencephali» und «Area ventralis telencephali». Die erste enthält eine Zellsäule (d), die letztere drei Zellsäulen (a, b, c). KÄLLÉN findet nun, daß in der Area ventralis zwei Zellschübe stattfinden (Proliferationen), der erste bildet $c_{\text{int}}^{\text{I}}$ und $c_{\text{ext}}^{\text{I}}$, der zweite erzeugt c_{v}^{II} und c_{d}^{II} . In der Area dorsalis unterscheidet er drei Zellschübe (Tabelle 2).

Tabelle 2



Abweichungen in der Zuordnung der Kerngebiete zur dorsalen und ventralen Zone ergeben sich im Vergleich zu KUHLENBECK beim Archistriatum und beim Nucleus basalis. KÄLLÉN rechnet das erstere zum dorsalen Komplex, den letzteren zum ventralen, wäh-

Tabelle 3 A

KAPPERS - HUBER - CROSBY	ROSÉ	KÄLLÉN	KUHLENBECK	Modifizierte eigene Auffassung
Hippocampus	28	d ^{I+} , d ^{II}	Region H	Hippocampus
Nucleus intercalatus	A		Nucleus diffusus dorsolateralis	
Hyperstriatum accessorium	B		Nucleus diffusus dorsalis	Wulst
Hyperstriatum dorsale	C	d ^{III} /d ^v	Nucleus epibasalis pars superior	
Hyperstriatum ventrale	D	d ^{III} /d ^v	Nucleus epibasalis pars inferior	
Neostriatum	{ G }	d ^{III} /v. rostr.	{ Nucleus epibasalis centralis	Neo-Hyperstriatum
	L			
Ektostriatum	S		{ Nucleus epibasalis centralis accessorium	
Archistriatum	K	d ^{III} /v. caud	Nucleus epibasalis caudalis	Archistriatum
Nucleus basalis	R	c ^I /ext.	Nucleus epibasalis ventrolateralis	Nucleus basalis
Paläostriatum augmentatum	H	c ^{II}	Nucleus basalis	
Paläostriatum primitivum	J	c ^I /int.	Nucleus entopeduncularis anterior	Paläostriatum
Nucleus accumbens		b ^{II}	Nucleus accumbens	
Primordium hippocampi	{ 51 }	a	Nucleus basimedialis	Eminentia basalis

Tabelle 3 B

Schematische Gliederung	Reptilien	Vögel	Säuger
Archipallium	Hippocampus	Hippocampus	Hippocampus
Neopallium	{ Pallium }	{ Wulst	Cortex
		Area präpyriformis	
Paläopallium		«dorsal surface area»	Tuberculum olfactorium
Neostriatum	Neostriatum	Neo-Hyperstriatum	Nucleus caudatus putamen
Archistriatum	Archistriatum	Archistriatum	Nucleus amygdalae
Basalganglion	Paläostriatum	{ Paläostriatum primitivum	{ Globus pallidus
		Paläostriatum augmentatum	

rend KUHLENBECK zur entgegengesetzten Meinung kommt. Wir werden im Verlaufe unserer Studie beide Arbeiten als Diskussionsgrundlage benützen und auf Unstimmigkeiten, die sich im Vergleich zu unserem Material ergeben, hinweisen.

Zu erwähnen bleiben noch drei Arbeiten, die zwar über die Kerndifferenzierung kaum etwas aussagen, doch für gewisse morphologische Probleme wertvolle Hinweise liefern. Im Zusammenhang mit KEIBELS Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere verfaßte ABRAHAM [1901] eine Studie über die Entwicklungsgeschichte des Wellensittichs. Mit Hilfe dieser Angaben konnte die Datierung unseres Materiales verifiziert werden. Die Untersuchungen von SCHUHMACHER [1928] über die Ontogenese des Kiebitzgehirns geben hauptsächlich Vergleichsmöglichkeiten bezüglich der Morphogenese des Vogelhirns. Ebenso erhielten wir durch die Arbeit KRABBES [1952] gewisse Anhaltspunkte über die äußere Gestaltung des Hirns.

2. MATERIAL UND METHODE

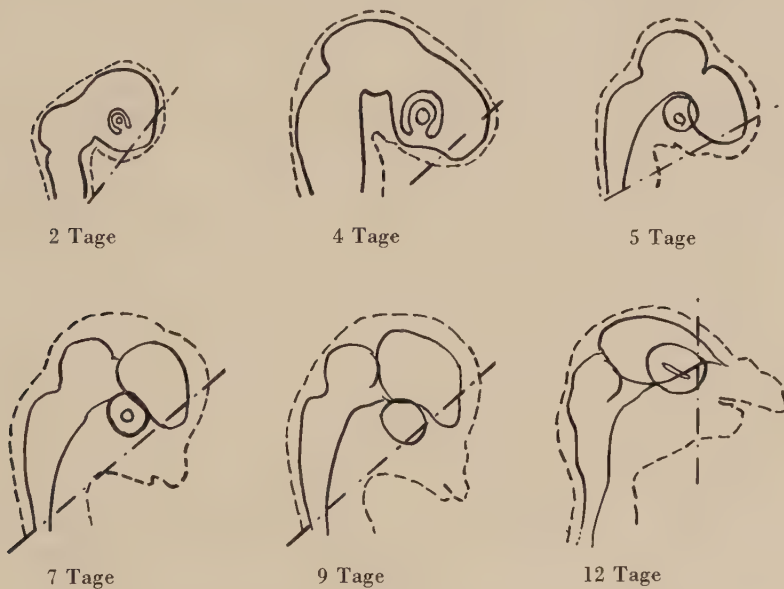
Als Hauptuntersuchungsobjekt wurde der Wellensittich gewählt, über die Gründe dieser Wahl wird später noch berichtet. Die Beschaffung des Materials bot keine großen Schwierigkeiten, da in unserm Institut laufend solche Vögel gezüchtet werden. Die Eier wurden in den Nistkästen markiert und je nach Bedarf fixiert. Das übrige Material, mit Ausnahme der Emus, stammte aus der Vogelembryonensammlung des Institutes.

Für eigene Fixationen wurde nach vielem Prüfen SUSA benützt, da diese Flüssigkeit für unsere histologischen Methoden am geeignetsten war und am wenigsten Fehlresultate zeigte.

Insgesamt wurden gegen 200 Schnittserien hergestellt, und zwar vom Wellensittich (*Melopsittacus undulatus*) 38, Haushuhn (*Gallus domesticus*) 30, Alpensegler (*Apus melba*) 20, Amsel (*Turdus merula*) 19, Dohle (*Coelus monedula*) 14, Bienenfresser (*Merops apiaster*) 12, Feldsperling (*Passer montanus*) 10, Rauchschwalbe (*Hirundo rustica*) 10, Rabenkrähe (*Corvus corone*) 7, Eisvogel (*Alcedo atthis*) 6, Schleiereule (*Tyto alba*) 6, Emu (*Dromiceius novaehollandiae*) 4 und Stockente (*Anas platyrhynchos*) 3.

Die Schnittdicke variierte je nach Objektgröße und Entwicklungszustand zwischen 10 und 15 μ . In Anlehnung an die Untersuchungen verschiedener Autoren wurde zuerst die Sagittalebene als Schnittrichtung gewählt, da diese den Vorteil eindeutiger Orientierung hat. Bald zeigte sich jedoch, daß die so gewonnenen Schnittbilder sehr schwierig zu deuten waren und keine klaren Schlüsse über die Bildungszentren zuließen. Daher wurde schließlich die Querfrontalebene als Schnittrichtung festgelegt. Um dabei zu vergleichbaren Schnittbildern zu kommen, wurde nach Möglichkeit die Basis des Vorderhirnes zur Orientierung benützt und die Schnittrichtung senkrecht dazu genommen. Über die Verhältnisse am Objekt in verschiedenen Altersstadien gibt Schema 1 Auskunft.

Schema 1. Darstellung der Schnittrichtungen in verschiedenen Altersstadien.



Je nach der Fixiermethode wurden die Embryonen in toto gewässert, in Alkohol übergeführt, entsublimiert und in absoluten Alkohol übertragen. Die Dauer der einzelnen Stufen mußte genau der Größe des Objektes angepaßt werden, speziell beim Durch-

führen in Methylbenzoat, Benzol und Paraffin. Damit das Gehirn vollständig durchdrungen wurde, mußte die Dauer der letzten Paraffinstufe bis auf 24 und mehr Stunden bei 63° C ausgedehnt werden.

Nach der Orientierung und Einbettung des ganzen Kopfes wurden die Objekte in lückenlose Serien geschnitten, auf Objektträger (36×76 mm) aufgeklebt, getrocknet, entparaffiniert und gefärbt. Dabei zeigte es sich, daß die meisten Schnitte mit einer 0,5% Celloidinlösung übergossen werden mußten, damit während der Färboperation ein einwandfreies Haften gewährleistet wurde.

Nach Versuchen mit Kresylviolett und Toluidinblau, machten wir die Feststellung, daß das embryonale Material qualitativ sehr divergierende Resultate zeitigte, nicht lebendfrisch fixiertes Material färbte sich teilweise mit diesen Farbstoffen überhaupt nicht an. Da sowohl die Hämatoxylinfärbung nach WEIGERT als auch jene nach DELAFIELD in jeder Beziehung befriedigten, wurde vor allem die erstere Methode für unsere Serien angewandt. Gegenfärbungen wurden nur selten ausgeführt, da für unsere Untersuchungen die Darstellung der Kerne genügte.

Nach der Färbung und Entwässerung wurden alle Objektträger mit Cyclonlack eingedeckt, eine Eindeckmethode, welche speziell für Serienschritte zu empfehlen ist.

Die Mikrophotographien wurden mit Hilfe der WILD-Aufsatzkamera 6×6 cm, in Verbindung mit dem Phototubus und WILD-Mikroskop M 20 (mit Einbaubeleuchtung) aufgenommen. Als Filmmaterial verwendeten wir ADOX R 14, das in PHENIDON-Röntgenentwickler (J. R. Geigy A.G.) entwickelt wurde. Die Hebung der zum Teil sehr schwachen Kontraste durch harte Entwicklung, verstärkten wir durch einen Rotfilter sowie eine stark rothaltige Beleuchtung.

Die Rekonstruktionen sowie der Entwurf der Zellbilder erfolgte mit Hilfe des WILD-Zeichenspiegels. Zur räumlichen Verifizierung der Schnittserien stellten wir Modelle aus Plastilin und graphische Rekonstruktionen her.

Da aus verschiedenen Gründen die Embryonen nicht alle genau datiert werden konnten, verzichteten wir auf eine präzise Altersangabe. Statt dessen führten wir ein Längenmaß ein (Schnabelansatz-Schwanzanlage entlang der Rückenlinie gemessen, Tabelle 4). Zu diesem Zwecke wurde jeder Embryo vor dem Einbetten zusammen mit einem Maßstab photographiert. Diese Sagittalansichten

Tabelle 4

Vogelart	Stadium	Alter Tage	Länge Embryo mm	Länge Hemisph. mm	Schnitt- dicke μ
<i>Melopsittacus undulatus</i>	Mu. 1	2	3	0,15	10
	Mu. 2	3	9	0,30	10
	Mu. 3	4	17	0,38	12
	Mu. 4	5	19	0,86	10
	Mu. 5	6	23	1,45	10
	Mu. 6	7	26	2,72	15
	Mu. 7	10	30	2,97	15
	Mu. 8	12	39	4,30	15
<i>Passer montanus</i>	Pm. 1	5	18	1,68	15
	Pm. 2	7	22	1,95	15
	Pm. 3	8	26	2,49	15
	Pm. 4	9	30	2,76	15
	Pm. 5	10	35	2,85	15
	Pm. 6	12	42	3,23	15
<i>Tyto alba</i>	Ta. 1	3	12	0,43	10
	Ta. 2	8	37	3,42	15
	Ta. 3	13	50	3,94	15
<i>Apus melba</i>	Am. 1	11	38	2,82	15
	Am. 2	13	50	3,47	15
<i>Dromiceius novaehollandiae</i>	Dn. 1	9	18	0,43	10
	Dn. 2	13	37	1,86	15
	Dn. 3	16	55	3,55	15
<i>Merops apiaster</i>	Ma. 1	7	25	1,80	15
	Ma. 2	10	35	2,46	15
	Ma. 3	12	40	2,55	15

konnten besonders gut auch als Hilfe für die Rekonstruktionen verwendet werden.

Sämtliche schematischen Darstellungen sind nicht in einem absolut maßstäblichen Vergrößerungsverhältnis gezeichnet, sondern es wurde vor allem auf gute Lesbarkeit geachtet. Je nach den gewählten Schnittebenen wurden rostral oder kaudal gelegene Teile in die gegebenen Bilder hineinprojiziert. Homologe Gebiete bei Reptilien, Vögeln und Säugern erhielten nach Möglichkeit die gleichen Signaturen.

3. DIE ONTOGENETISCHE DIFFERENZIERUNG DES GEHIRNS

a) *Psittaciformes*

Die Ontogenese der Kerngebiete im Großhirn der Vögel soll beim Wellensittich (*Melopsittacus undulatus*) genauer verfolgt werden. Wie später noch ausgeführt wird, bestehen innerhalb der Vogelgruppen keine sehr auffälligen Unterschiede bezüglich der embryonalen Entwicklung; die gruppentypische äußere Gestaltung findet oft erst in der Postembryonalzeit statt.

Es ließe sich rechtfertigen, der Hauptuntersuchung einen möglichst primitiven Vogeltyp zugrunde zu legen, um von da aus die Abweichungen der evoluierten Gruppen zu analysieren. Da aber einerseits das Hühnchen bereits in mancher Hinsicht eingehend untersucht wurde und andererseits die Unterschiede in den Frühstadien nicht groß sind, so erschien es uns aufschlußreicher, einen weniger bekannten Typ zu wählen. Die Wahl fiel auf den Wellensittich, da er einer relativ hochevoluierten Gruppe (Psittaci) angehört, gleichzeitig ist er anspruchslos und kann leicht gezüchtet werden, so daß man jederzeit über reichlich Material verfügen kann.

Die ganze Arbeit steht in engem Zusammenhang mit den Untersuchungen von STINGELIN [1955 und 1958], es wurde deshalb speziell in Hinsicht auf die Homologisierung mit dem Adulthirn, die dort verwendete Nomenklatur nach KAPPERS-HUBER-CROSBY ebenfalls benützt. Um den Vergleich mit Arbeiten anderer Autoren zu ermöglichen, wurde der Versuch unternommen, eine Tabelle der homologen Gebiete zusammenzustellen (Tabelle 3 A und 3 B).

Es soll im folgenden vor allem die Differenzierung der Kerngebiete, wie Paläostriatum, Archistriatum, Neostriatum, Ektostriatum, Hyperstriatum ventrale, Nucleus basalis und Wulstregion (Hyperstriatum dorsale und accessorium, Nucleus intercalatus) betrachtet werden. Dabei soll die Entstehung der kortikalen Schichten und der Faserverbindungen ebenfalls berücksichtigt werden.

Die verschiedenen Stadien der behandelten Vogelarten wurden in Tabelle 4 zusammengestellt und soweit als möglich auch das Alter angegeben.

Ein erstes Stadium (Mu. 1) zeigt den Embryo auf der Stufe der Keimscheibe. Der Rostralpol ist schon von der Unterlage abgehoben,

das Gehirn befindet sich im Zweibläschen-Stadium (Prosencephalon-Rhombencephalon). Die Medullarrinne ist im vorderen Teil ganz geschlossen, doch zeigt sich dorsal und ventral äußerlich noch eine schwache Furche. Im Inneren ist der Sulcus dorsalis (Sd) und der Sulcus ventralis (Sv) stark ausgebildet (Abb. 1). Der Neuroporus ist geschlossen. Der dorsale Teil des Prosencephalons ist breiter angelegt als der ventrale, so daß der Querschnitt herzförmig wird. Die Wände des Hirnes sind annähernd gleich dick und durchwegs mehrschichtig, häufig sind Mitosen sichtbar. Das Ektoderm umgibt im Rostralpol das Hirnrohr überzugsartig (kappenartig), erst in kaudaler Richtung hebt es sich in den lateralen Gebieten leicht ab. Eine Differenzierung von Kerngebieten hat noch nicht stattgefunden.

Einige Stunden später (Mu. 2) wird die Kopfreion bezüglich der Körperachse abgewinkelt, gleichzeitig beginnt sich auch die Nackenbeuge auszubilden. Da sich das Mesencephalon ebenfalls entwickelt, befindet sich das Hirn nun im Dreibläschen-Stadium. Das Prosencephalon hat die Form einer Blase, die seitlich abgeplattet und im Querschnitt annähernd eiförmig ist (Abb. 2). In kaudaler Richtung verbreitert sich der ventrale Teil und bildet die Ausstülpung der Augenblase (Ab), respektive des Opticusstieles (Os; Abb. 3).

Die Wände des Prosencephalons sind mit Ausnahme der dorsalen Region, die relativ dünn ist, gleichmäßig verdickt. Mitosen finden sich vor allem in der Ependymschicht, welche den Ventrikelraum umgibt. Das Ektoderm hat sich nun vom Primärhirn fast vollständig gelöst, mit Ausnahme des rostralsten Teiles, in dem noch durch einige Zellen eine Verbindung hergestellt ist. Lateral zeigt sich im Ektoderm eine Verdickung, die Anlage des Riechorgans, die Riechplatten (Rp; Abb. 2). Zwischen den beiden Schichten finden wir die ersten Zellen des Zwischengewebes (Zg), in dem deutlich einzelne Blutgefäße erkennbar sind (Bg).

Das folgende Stadium (Mu. 3) unterscheidet sich nicht wesentlich vom vorangegangenen. Die dorsale Region des Prosencephalons verbreitert sich und deutet das Wachstum des Telencephalons (Hp; Abb. 4) an. Seitlich sind die Riechgruben (Rg) als Einsenkung des Ektoderms erkennbar, eine Verbindung mit dem Prosencephalon ist angedeutet (Tractus olfactorius, To). Besonders deutlich zeigen sich in der Ependymzone Mitosen; es scheint, daß vor allem von dieser innersten Zone des primären Hirnes das Wachstum ausgeht.

Am fünften Bruttag (Mu. 4) zeigt sich erstmalig die Anlage der

Abb. 1

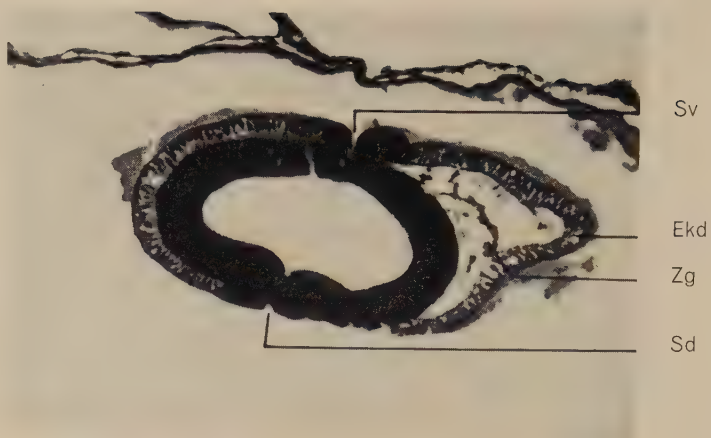


Abb. 2

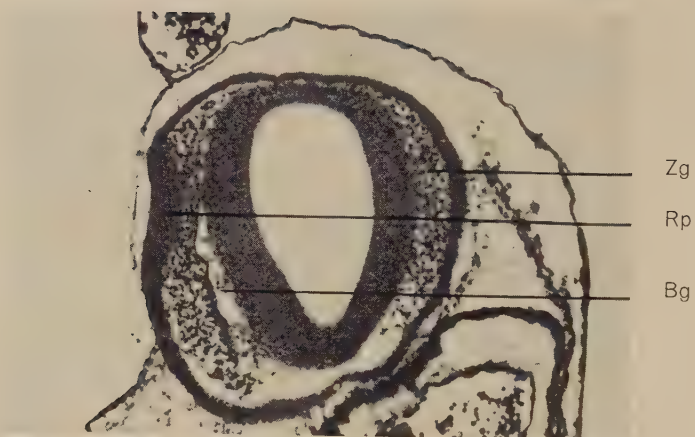


Abb. 3

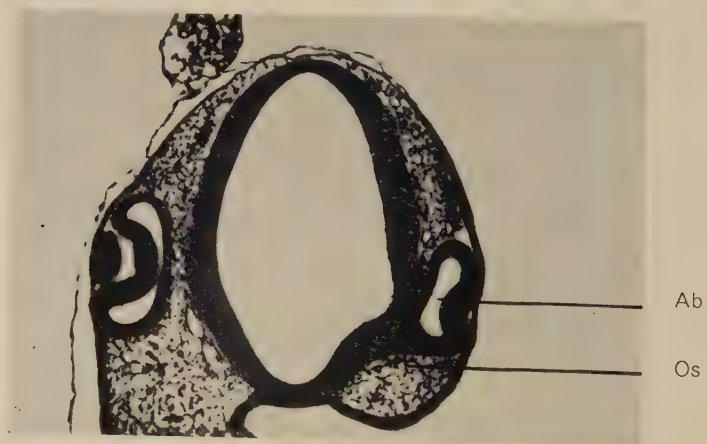


Abb. 4

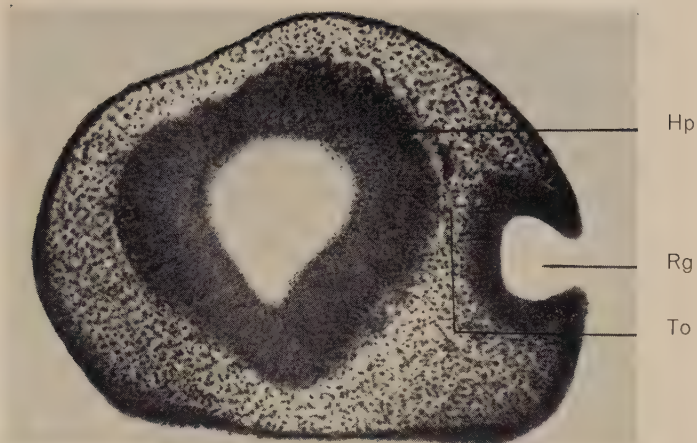


Abb. 5

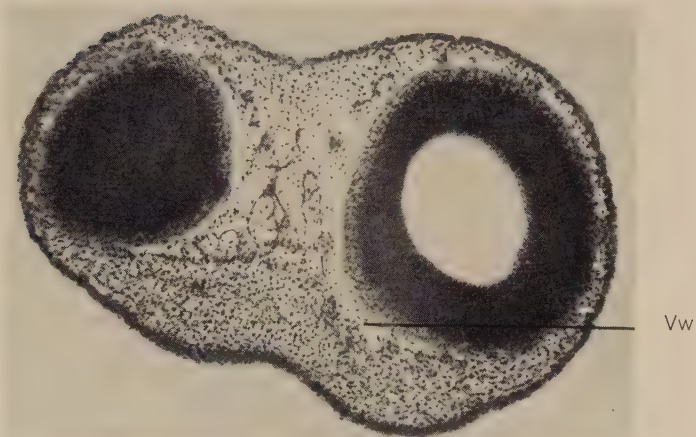
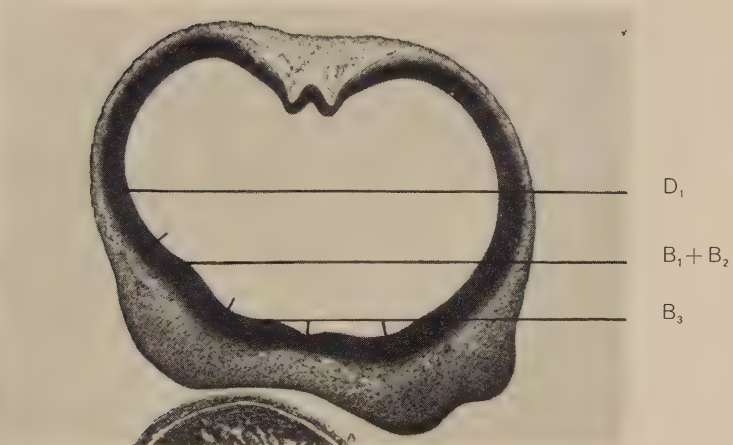


Abb. 6



Hemisphären, eine paarige Ausstülpung des primären Telencephalons, deren Länge rund 180μ vom Rostralpol bis zum Foramen interventriculare beträgt. Die Wände sind relativ dick, besonders in der ventromedianen Region, wo die Hemisphären mit dem primären Telencephalon verwachsen sind (Vw; Abb. 5). In diesem unpaaren Teil können wir nun auch eine erste Gliederung in Kerngebiete konstatieren, indem eine schwache ventrolaterale Vorwölbung als Primordium des Paläostriatum (B 1+2; Abb. 6) zu deuten ist, während die mehr median gelegene Vorwölbung der Eminentia basalis (B 3) entsprechen dürfte. Etwas weiter kaudal treten die tief eingesenkten Riechgruben in Beziehung zur Hirnwand, doch ist der Tractus olfactorius als solcher nicht zu erkennen, sondern wir konstatieren nur eine Zellagglomeration als erste Anlage dieses Faserzuges. Noch weiter kaudal treffen wir in der Basis des Telencephalons auf den Recessus opticus. Diese Tatsache deutet darauf hin, daß das Paläostriatum aus der ventrolateralen Wandung des vor dem Recessus opticus gelegenen Teiles des Vorderhirnes entsteht. Die dorsolaterale Wand ist noch ungegliedert.

Im weiteren zeigt sich nun eine radiale Untergliederung der Hirnwand (Abb. 6): auf die Ependymschicht (meist nur einzellig) folgt eine breite Schicht stark chromatinhaltiger, enggepackter Zellen, die Matrix, die peripher begrenzt wird durch eine beinahe zellenlose dünne «Rinde» (Ri), diese scheint in der Tat die erste Anlage der kortikalen Bildungen (Pallium) zu sein. Auf weitere Einzelheiten soll im histologischen Kapitel näher eingegangen werden.

Wenn im folgenden von «Rinde» die Rede ist, so nimmt dieser Ausdruck nicht Bezug auf den Rindenbegriff des Säugerhirnes, sondern er kennzeichnet Strukturen, die als dünne Lamina das Vorderhirn stellenweise überziehen und vorwiegend aus Fasern bestehen (dorsolateral surface area = corticoid nach HUBER-CROSBY).

Der sechste Brutttag (Mu. 5) zeigt uns, daß die Hemisphären schon stark in rostraler Richtung ausgewachsen sind. Im Querschnitt haben sie ovale Form, die mediane Wand ist dünner als die anderen. Besonders die laterale Wand zeigt eine ausgeprägte, scharf abgegrenzte «Rinde», während die Begrenzung der übrigen Regionen gegenüber dem Zwischengewebe mehr diffus erfolgt.

In kaudaler Richtung verflacht sich das ventrale Ventrikelende zusehends, gleichzeitig verdickt sich die Wand und bildet dort den Abgang des Tractus olfactorius (To; Abb. 7). Die Faserung ist

Abb. 7

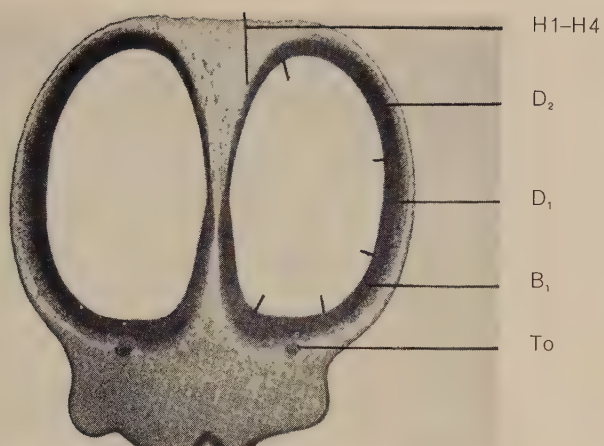


Abb. 8

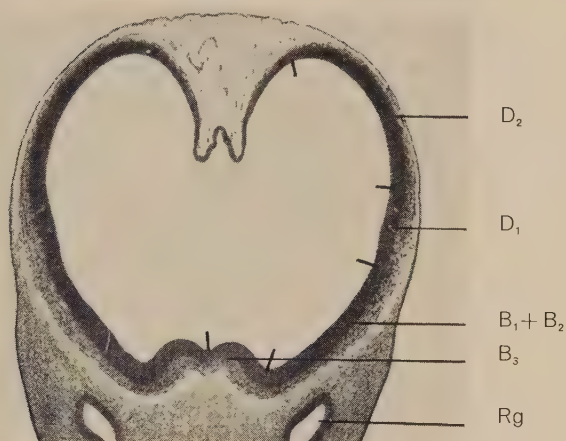


Abb. 9



noch nicht deutlich ausgeprägt, doch im Vergleich zum vorhergehenden Stadium erkennbar. Besonders auffallend ist eine hellere Zone, die dem Septum entlang gegen dorsal zieht: die Anlage des Tractus septo-mesencephalicus (Tsm). Die dorsomediale Wand des Ventrikels ist sehr dünn, ja sie besteht stellenweise nur aus Ependym (Gebiet des Hippocampus H 1–H 4). In der lateralen Wand des Ventrikels wird im frontalen Teil der Hemisphäre nun auch das Primordium des Neo-Hyperstriatum (D 1; Abb. 7) als schwache Vorwölbung sichtbar.

Auf dem Niveau des sich bildenden Foramen interventriculare sind die basalen Kerngebiete ebenfalls entwickelt. Im ventralen Teil, der Basis des Vorderhirnes erkennen wir die Eminentia basalis (B 3). Sie bildet sich im Septum aus und tritt, wenn dieses verschwunden ist, im medio-basalen Teil der Hemisphäre jederseits als deutlicher Höcker (respektive Wulst) auf. Dieser verschiebt sich in kaudaler Richtung immer mehr lateral und verflacht sich infolge der starken Vorwölbung des Primordium des Paläostriatum (Abb. 9). Das ventrale Ventrikelende verlagert sich deshalb auch lateralwärts und bildet zwischen Eminentia basalis und Paläostriatum eine Art Fissur, die jedoch kaudalwärts stetig seichter wird und schließlich ausläuft (Modell Abb. 10).

Zwischen Paläostriatum und Neo-Hyperstriatum treffen wir die Fissura neo-paläostriatica (Fnp); sowie in der lateralen Wand eine hellere zellenarme Zone, den Bildungsort der Lamina medullaris (Lmd). Die «Rinden»-Bildung ist noch undeutlich, die Begrenzung gegenüber dem Zwischengewebe dorsal und ventral am besten ausgeprägt, während die Mittelregion (Peripherie von D 1 und D 2) diffus abgegrenzt wird.

Am siebenten Bruttage (Mu. 6) sind die Hemisphären nochmals stark in rostraler Richtung ausgewachsen. In der Nähe des Frontalpols sind die laterale, ventrale und dorsale Wand wesentlich dicker als die mediale; eine Gliederung ist nicht feststellbar. Histologisch unterscheiden wir in den Wandungen verschiedene Schichten, von innen nach außen folgen sich: 1. Ependymschicht mit zahlreichen Mitosen und relativ großen Zellkernen und Zellkörpern. – 2. Eine Schicht enggepackter, dunkelgefärbter Zellen, mit kleinerem Zelldurchmesser, diese sind dem Habitus nach typische Embryonalzellen (Matrix). – 3. Eine Zone mit geringerer Zelldichte, aber gleichem Zelltyp wie in 2 (Mantelschicht). – 4. Eine «Rinden»-Schicht, die noch keine Gliederung zeigt und sehr wenig Zellkerne enthält. Aus

Abb. 10. Modell der rechten Hemisphäre
eines 10tägigen Wellensittichembryos.

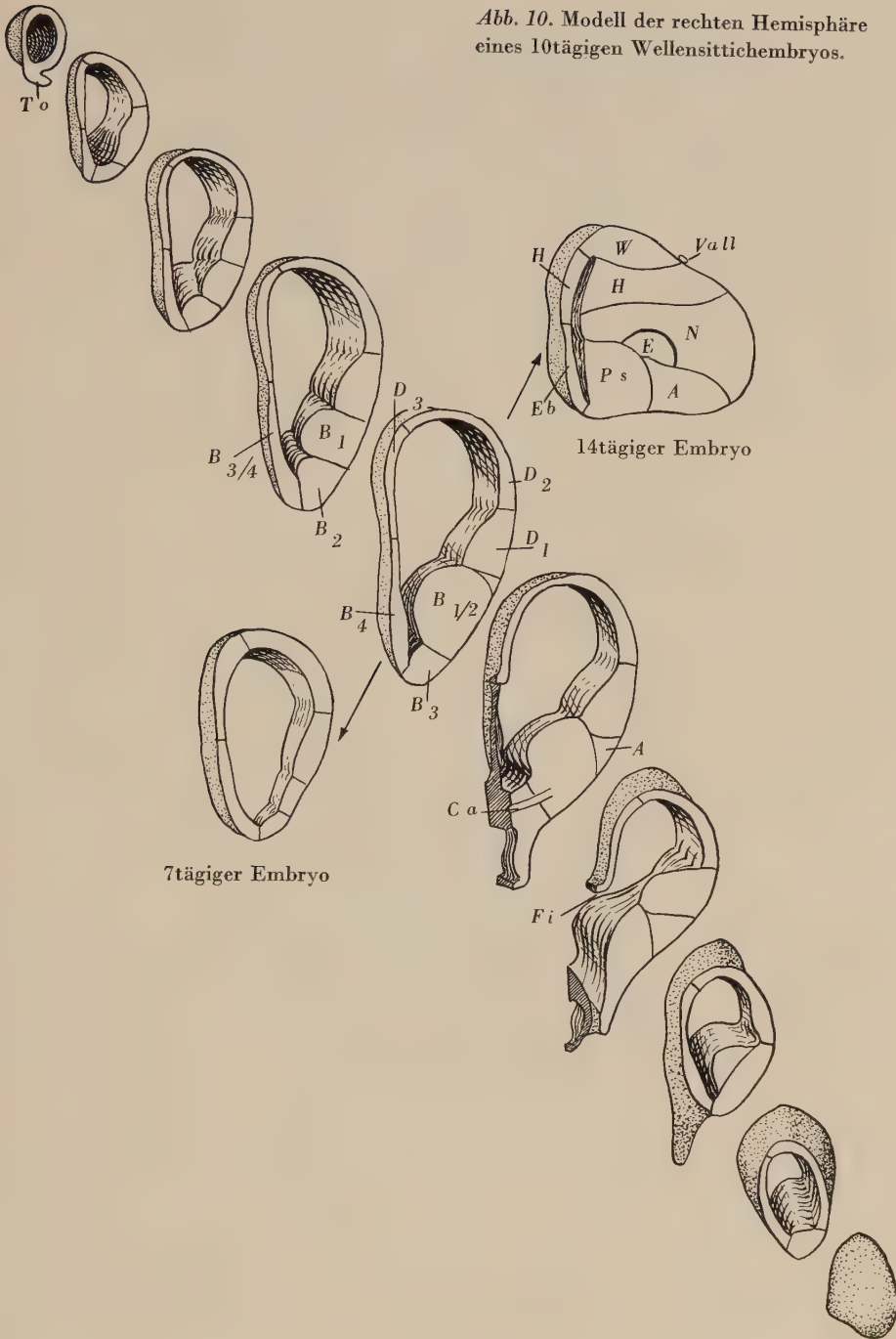


Abb. 11

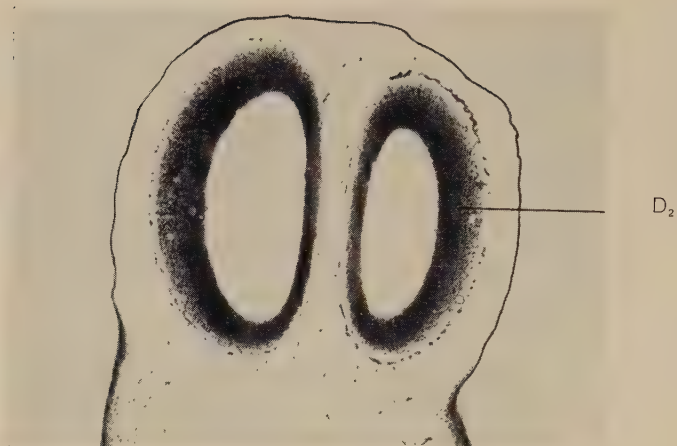
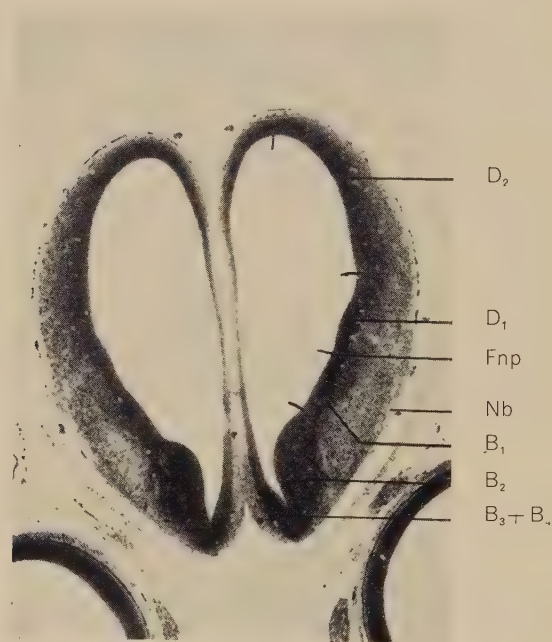


Abb. 12



dieser Schicht dürften sich später die kortikalen Bildungen entwickeln (siehe auch Kapitel 5).

Typisch ist, daß mancherorts in radialer Richtung eine Art Zellsäule entsteht, als ob eine Zelle der Ependymschicht sukzessive neue Zellen bildet, die dann in die Peripherie wandern.

Eine Differenzierung von Kerngebieten ist im rostralsten Pol noch nicht aufgetreten (Abb. 11). Der Abgang des Tractus olfactorius bedingt in diesem Stadium nicht nur eine Verflachung des Hemisphärenbodens, sondern es entsteht bereits eine leichte Vorwölbung. Ungefähr in der gleichen Region zeigt sich in der lateralen Wand eine Verdickung gegen den Ventrikelraum zu, das Primordium des Neo-Hyperstriatum. Auf demselben Niveau, aber in der Rindenschicht, treffen wir auf eine helle zellenarme Zone, den Nucleus basalis (Nb, Abb. 12). Kaudalwärts tritt dann im ventrolateralen Gebiet das Primordium des Paläostriatum auf. Die sehr dicke Matrix-Schicht deutet auf intensives Zellwachstum hin. Die Fissura neo-paläostriatica ist immer noch sehr seicht. Die Lamina medullaris dorsalis hat sich gegenüber dem vorhergehenden Stadium nicht verändert.

Erstmals im Verlaufe der Ontogenese finden wir die Commissura anterior, deren Faserstruktur jedoch nicht ausgeprägt ist. Eine schmale Zone, die der Peripherie entlang zieht, dürfte die erste Anlage des Archistriatums sein. Diese Interpretation wird gestützt durch das Auftreten von Faserstrukturen, die im Adulthirn die Lage des Archistriatums kennzeichnen (Tractus fronto-archistriaticus, Tfa; Abb. 13).

Gegen den Occipitalpol zu tritt auch der Tractus occipito-mesencephalicus (Tom) auf. Der hintere Teil der Hemisphären liegt klotzenartig dem Zwischenhirn an. Seine Wände sind dünn und noch wenig gegliedert. Basal erkennen wir das Primordium des Neo-Hyperstriatum wieder.

Dieses Stadium (Mu. 6) läßt sich besonders gut mit den von KÄLLÉN bearbeiteten Taubenembryonen von 12 und 15 mm Länge vergleichen. Es zeigt sich, daß die von ihm als Nucleus basalis ($c_{\text{ext}}^{\text{I}}$) beschriebene Region dem mit dieser Bezeichnung von HUBER-CROSBY bedachten Teil nicht entspricht. Der Nucleus basalis ist wohl im rostralsten Gebiet (Pol) ausgebildet und nimmt dort, je nach Vogelart mehr oder weniger deutlich, die peripheren über D 1 gelegenen Teile ein. In kaudaler Richtung wird er keilförmig und geht in den Nucleus Tractus fronto-archistriaticus über, der seinerseits mit dem Archistriatum in Beziehung tritt. Der Nucleus basalis grenzt nur in seinem kaudalsten Teil noch ans Paläostriatum. Der von KÄLLÉN mit $c_{\text{ext}}^{\text{I}}$ bezeichnete Kern ist die laterale Partie des Paläostriatum augmentatum. Im weitem dürfte nach KUHLENBECKS und unseren Resultaten der

Abb. 13

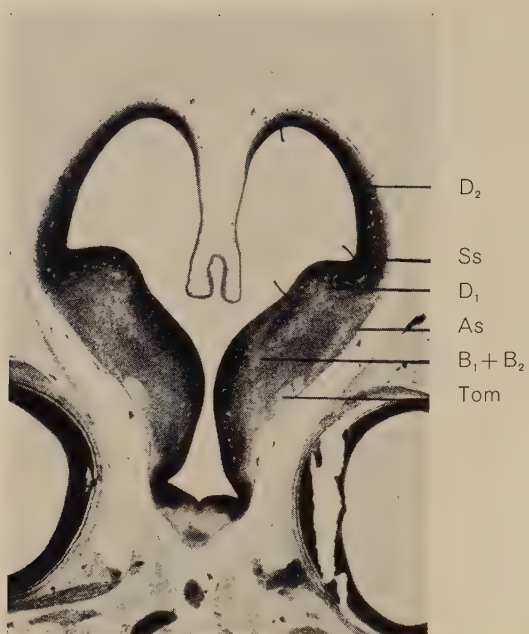
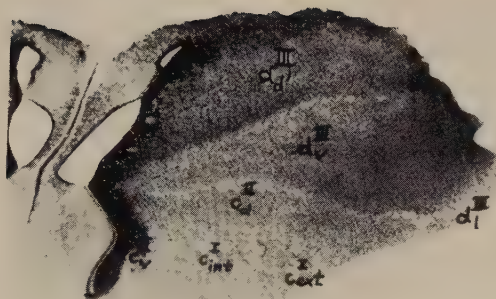


Abb. 14

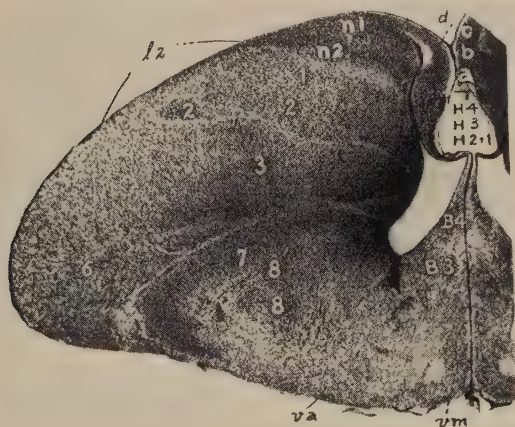


Abb. 15



Darstellung nach KÄLLÉN (1953) Taube (33-mm-Stadium)

Abb. 16



Darstellung nach KUHLENBECK (1938)
Hühnchen (frisch geschlüpft)

Nucleus basalis nicht dem ventralen, sondern dem dorsalen Differenzierungsgebiet angehören («Fundamental dorsal telencephalic zone»). Noch eine Differenz ergibt sich in bezug auf KÄLLÉNS Zone d_I^{III} , in der er das Ektostriatum vermutet, während unsere Untersuchungen darin nur das Archistriatum erkennen lassen. Schon im

Adulthirn ist das Ektostriatum schwer und auf alle Fälle nur durch Faserfärbung zu lokalisieren; im Embryonalstadium ist das Erkennen noch schwieriger, wenn überhaupt möglich, insbesondere wenn die Studien nur an kerngefärbten Schnitten durchgeführt werden.

Doch auch lagemäßig kann dieser Kern kaum das Ektostriatum sein, hat doch SCHIFFERLI [1941] mit Hilfe der Markscheidenfärbung gezeigt, daß dieses sich in der Mitte zwischen Ventrikel und Peripherie befindet und kappenartig dem Paläostriatum aufliegt. Lateral und kaudal grenzt es ans Archistriatum. In longitudinaler Richtung finden wir kaudal vom Foramen interventriculare kein Ektostriatum mehr. Auch KUHLENBECK deutet die laterale Region (6, Abb. 16) als Ektostriatum (Nucleus epibasalis centralis accessorius), doch geht aus seinen Abbildungen deutlich hervor, daß es sich ebenfalls um das Archistriatum handeln muß. Diese Interpretation wird durch die typischen Faserverbindungen erhärtet.

Am neunten Bruttag (Mu. 7) bildet sich im rostralen Pol der Bulbus olfactorius aus, das heißt der Tractus olfactorius entspringt, nicht wie bisher nur dem basalen Hemisphärenboden, sondern einer ausgesprochenen Bulbusformation, in welche der Ventrikel einen Fortsatz entsendet.

In diesem Stadium können wir zum erstenmal deutlich das Auftreten der Vallecula beobachten. Diese Bildung ist ja im Adulthirn die äußere Grenzlinie des Wulstgebietes, d.h. der Ort, an dem die periphere Endung der Lamina frontalis superior sich findet. Die Area präpyriformis (l_1 ; Abb. 17) erstreckt sich von der Basis beinahe bis zur Vallecula. Der Wulst wird innerhalb der Wandung durch eine Linie abgegrenzt, die von der Vallecula zum Sulcus superstriaticus des Ventrikels verläuft, der sich zwischen den Regionen D 1 und D 2 bildet (Ss). Im rostralen Teil der Hemisphären findet sich dieser Sulcus etwa in der Mitte der dorsoventralen Ausdehnung, verlagert sich in kaudaler Richtung jedoch nach dorsal und bildet endlich die ventrale Kante des Lateralventrikels (Abb. 18–20). Innerhalb des Wulstes erkennen wir eine hellere Zone, wahrscheinlich das Hyperstriatum accessorium (Hsa).

Das Paläostriatum bildet sich in der ventrolateralen Wand und wird durch die gut ausgebildete Lamina medullaris dorsalis abgegrenzt. Weiter kaudal verschiebt sich die Lamina in dorsaler Richtung, gleichzeitig bildet sich eine Fissura neo-paläostriatica aus. Im Paläostriatum können wir die erste Anlage des Paläostriatum primi-

Abb. 17

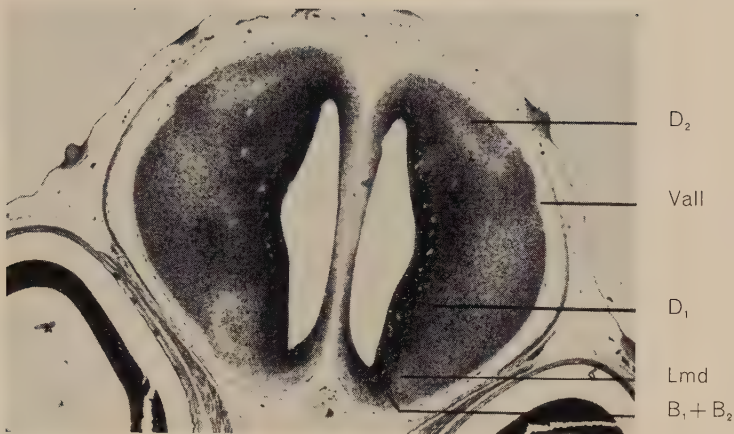


Abb. 18

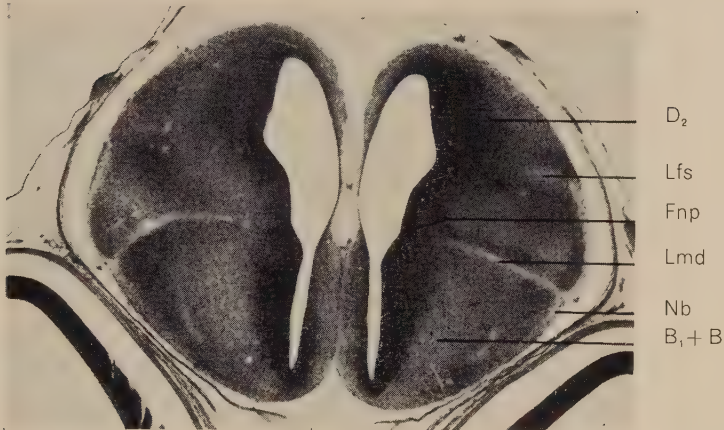
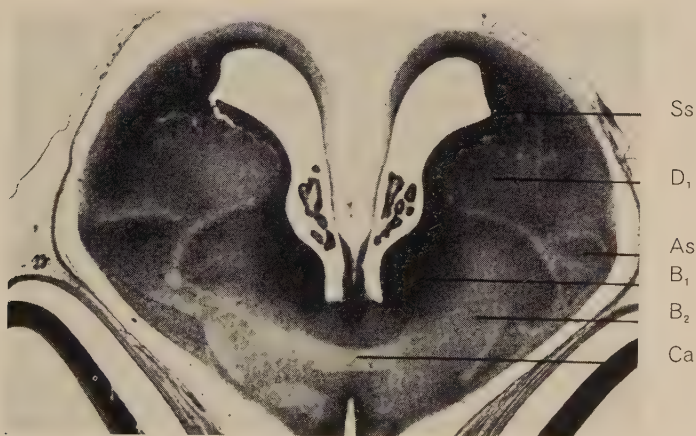


Abb. 19



tivum erkennen, ebenso Faserstränge des *Brachium cerebri* (Abb. 18).

Von ventral nach dorsal zieht dem Paläostriatum entlang der *Tractus fronto-archistriaticus*. Das Archistriatum ist in seinem ventralen Teil vom Neo-Hyperstriatum nicht deutlich abzutrennen, bildet jedoch einen ausgeprägten lateralen Kern. Erst etwas kaudaler entsteht ebenfalls eine gut sichtbare Grenze gegenüber dem obenerwähnten Gebiet (Abb. 18).

Erstmals im Verlaufe der Ontogenese differenzieren sich, wie oben schon gesagt, im Paläostriatum zwei Regionen, das Paläostriatum *augmentatum* und *primitivum*, das letztere vor allem durch die Faserzüge lokalisierbar.

Die *Commissura anterior* ist nun ein breites Faserbündel, das die beiderseits gelegenen archistriatalen Zonen miteinander verbindet. Auf diesem Niveau können wir im Archistriatum einen dorsalen und einen ventralen Kern unterscheiden (Abb. 19).

In der Ebene des Foramen interventriculare nimmt das Paläostriatum nur noch einen kleinen Raum im basalen Teil der Hemisphäre ein. Die ganze lateroventrale Region ist archistriatal, der laterale Ventrikelastrich reicht ebenfalls bis zum Archistriatum, so daß das Neostriatum nirgends mehr an kortikales Gebiet grenzt. Im Occipitalpol bildet das Neostriatum nur noch eine basale Vorwölbung, das heißt, es ist hier nicht mehr ein deutliches Produkt der lateralen Wand, was uns die divergierenden Meinungen verschiedener Autoren verständlicher macht. Auf gewissen Schnittbildern scheint tatsächlich die Vermutung auf basale Entstehung gerechtfertigt (Abb. 20 und 21).

Am 12. Brutttag (Mu. 8) ist die Adultstruktur beinahe erreicht. Der *Bulbus olfactorius* ist nun vollständig ausgebildet, an ihn schließt dorsolateral das Neostriatum an, median die *Area prae-pyriformis*. Auf der dorsalen Fläche der Hemisphären sehen wir die *Vallecula* (Vall) und den Wulst (Wu). Entlang der Lateralwand zieht der *Tractus fronto-archistriaticus* (Tfa; Abb. 22).

Das Paläostriatum erscheint in kaudaler Richtung kurz nach dem Verschwinden des *Bulbus olfactorius* im basalen Teil der Hemisphäre (Abb. 23). Schon in diesem Gebiet ist die *Lamina medullaris dorsalis* vorhanden. Verfolgen wir diesen Komplex in kaudaler Richtung, so zeigt sich lateral der *Nucleus basalis*.

Zum erstenmal können wir nun auch im Primordium des Neo-Hyperstriatum eine Gliederung konstatieren (Hv), da sich hier die *Lamina hyperstriatica* (Lhs) ausbildet.

Abb. 20

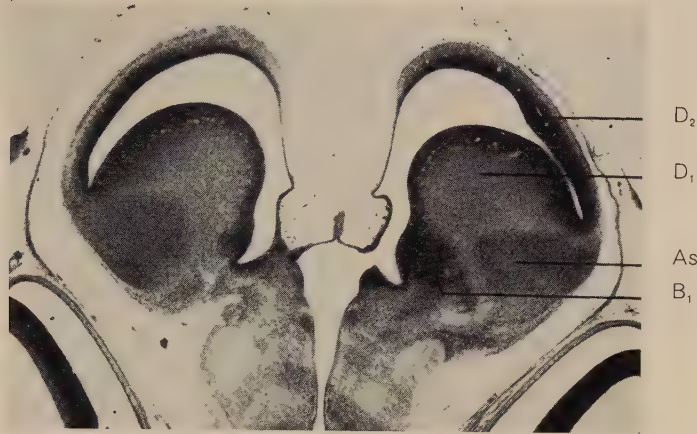
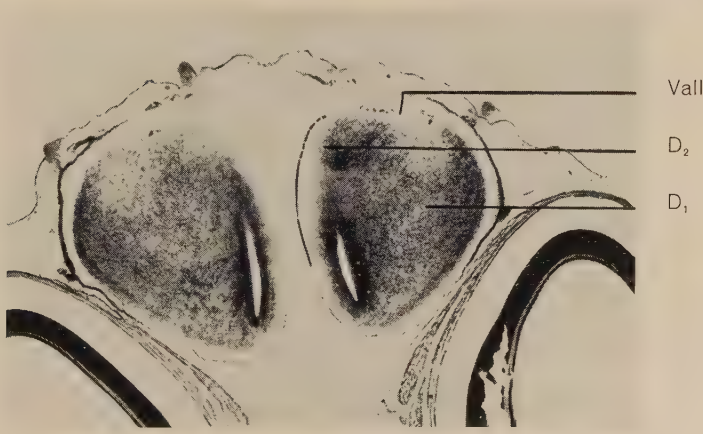


Abb. 21



Abb. 22



Im Wulst ist nur das Hyperstriatum accessorium (Hsa) zu erkennen; die übrigen Teile lassen sich noch nicht lokalisieren.

Einige Schnitte rostral der Commissura anterior tritt lateral das Archistriatum auf (Abb. 25). Verfolgt man diese Anlage vom Auftreten bis ans kaudale Ende, so sieht man, daß das Archistriatum eindeutig dem dorsalen Kernkomplex angehören muß, da es sich oberhalb der Lamina medullaris dorsalis bildet. In kaudaler Richtung wandert das Archistriatum nach ventral und überlappt bei diesem Prozeß das Paläostriatum. Damit verbunden ist eine starke Krümmung der Lamina medullaris dorsalis, so daß sie nun ventral die Peripherie der Hemisphäre erreicht. Im Verlauf dieses Prozesses wird das Archistriatum aber auch schärfer gegenüber dem Neostriatum begrenzt, es bildet sich eine Art Lamina aus, ja man könnte direkt von einem dorsalen Ast der Lamina medullaris dorsalis (Lmdd) sprechen (Abb. 25). Eine Beschreibung dieser Bildung oder ein nomenklatorischer Hinweis ist in der Literatur nicht vorhanden. Das Archistriatum gliedert sich nun eindeutig in einen dorsalen (Asd) und einen ventralen (Asv) Kern.

Eigenartig ist die Feststellung, daß von der in den vorangegangenen Stadien beschriebenen Untergliederung des Ventrikels durch Fissuren kaum mehr etwas zu erkennen ist.

Die Faserverbindungen sind alle deutlich angelegt und sind nur durch ihre geringere Ausdehnung vom Adultzustand zu unterscheiden. Anhand der immer noch ausgeprägten Bildungszonen können wir feststellen, daß wohl die Differenzierung der Kerngebiete abgeschlossen ist, aber eine Vermehrung der Hirnsubstanz noch stattfindet. Diese Annahme wird bestätigt durch die Untersuchungen von PORTMANN [1951].

Zusammenfassend finden wir, daß bis zum Auswachsen der paarigen Hemisphären im primären Hirnrohr keinerlei Gliederung stattfindet. Erst in diesem Moment verdickt sich die Hemisphärenwand durch Zellteilung, die von einer ependymalen Zone ausgeht. Es bilden sich dabei longitudinale Wachstumsgebiete, die sogenannten Primordien, diese entstehen in dem vor dem Recessus opticus gelegenen Teil des Großhirns und zwar hauptsächlich in der lateralen und ventrolateralen Hirnwand. Die Longitudinalzonen sind jedoch nicht in einer Horizontalebene angeordnet, sondern sie verlagern sich in rostro-kaudaler Richtung sukzessive von lateral nach ventral.

Als erstes Primordium finden wir dasjenige des Paläostriatum,

Abb. 23

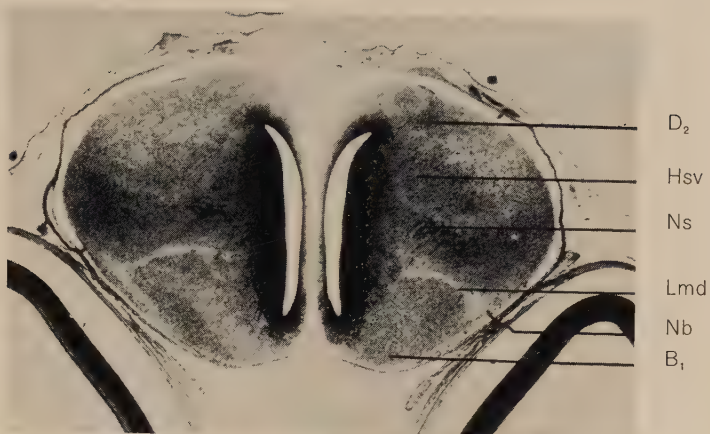


Abb. 24

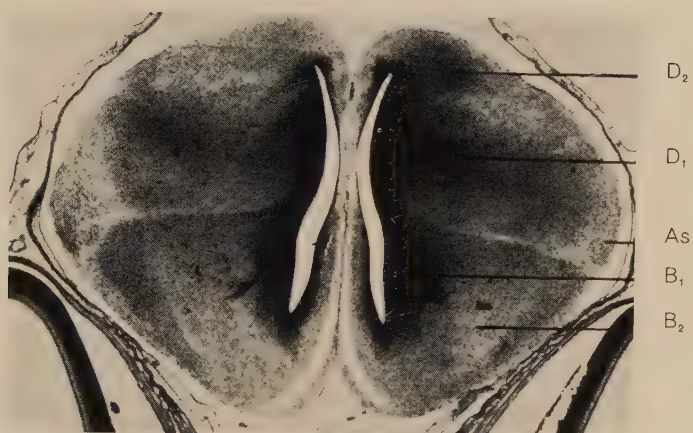
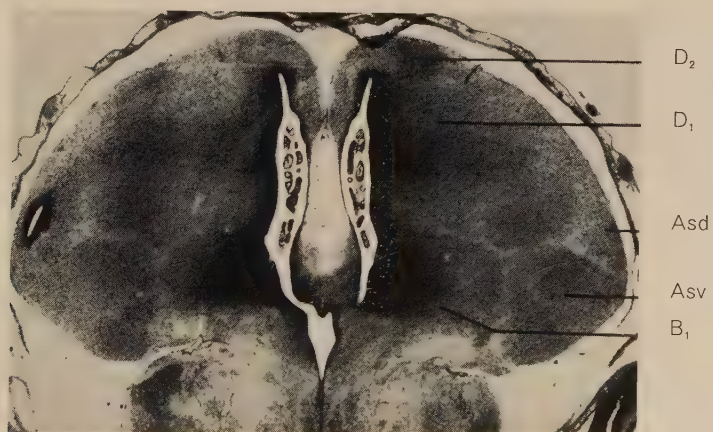


Abb. 25



dann folgt jenes vom Neo-Hyperstriatum. Die Differenzierung dieser beiden letzteren Regionen erfolgt jedoch erst in einem späteren Stadium. Die Bildung des Archistriatum beginnt erst, nachdem die ersten Faserstränge auftreten (Brachium); die Commissura anterior bildet sich als letzte Faserverbindung.

Das Wachstum innerhalb der striatalen Gebiete beschränkt sich vor allem auf das Primordium des Neo-Hyperstriatum. Dadurch erfolgt ein laterales Überwachsen der basalen Teile (Paläostriatum).

Die Differenzierung der Kerngebiete ist um den zwölften bis dreizehnten Bruttag abgeschlossen, das heißt also rund zwei Tage vor dem Schlüpfen. Das Schnittbild entspricht zu diesem Zeitpunkt dem Habitus der Adultform. In der Postembryonalperiode erfolgt nur eine proportionale Volumenzunahme.

b) *Passeriformes*

Da DURWARDS Arbeit über die Entwicklung des Striatum bei *Passer domesticus* nicht ins Detail geht, sondern sich nur mit der Großgliederung Paläo- und Neohyperstriatum befaßt, läßt es sich verantworten, an *Passer montanus* eine Paralleluntersuchung auszuführen. Die nachfolgende Darstellung umfaßt die eigentliche Embryonalperiode dieses Vogels, sowie einen Vergleich mit anderen Passerinen (*Corvus*, *Turdus* und *Hirundo*).

Die frühe Ontogenese bis zur ersten Differenzierung in der Lateralwand verläuft gleich wie beim Wellensittich. Dann jedoch (Stadium Pm. 1) erfolgt ein im Vergleich zu anderen Vogelarten wesentlich intensiveres Wachstum des Primordium vom Paläostriatum (B 1, B 2), das sich als großer Buckel in den Ventrikelraum wölbt. Die maximale Entwicklung findet erst im kaudalen Teil des hier noch weit offenen Foramen interventriculare (Abb. 26) statt.

Wenn wir ein etwas späteres Stadium (Pm. 2) von rostral nach kaudal verfolgen, so zeigt sich im Rostralpol erst eine schwache Verdickung der Lateralwand, das Primordium des Neo-Hyperstriatum (D 1). Der Tractus olfactorius (To) ist ein dünner Faserstrang, der vom basalen Teil der Hemisphäre zur tiefeingesenkten Riechgrube (Rg) führt; eine Bulbusformation hat sich noch nicht gebildet (Abb. 27). Das Septum ist verhältnismäßig dünn. Im rostralen Teil des Foramen interventriculare finden wir unterhalb des Primordium des Neo-Hyperstriatum eine schwache Vorwölbung, die des

Abb. 26

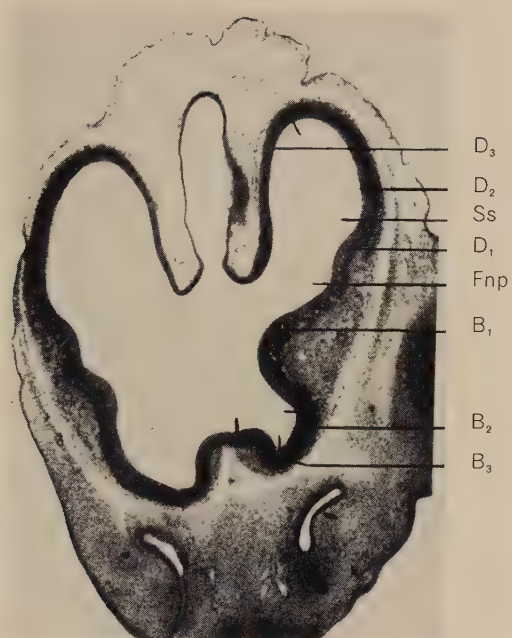
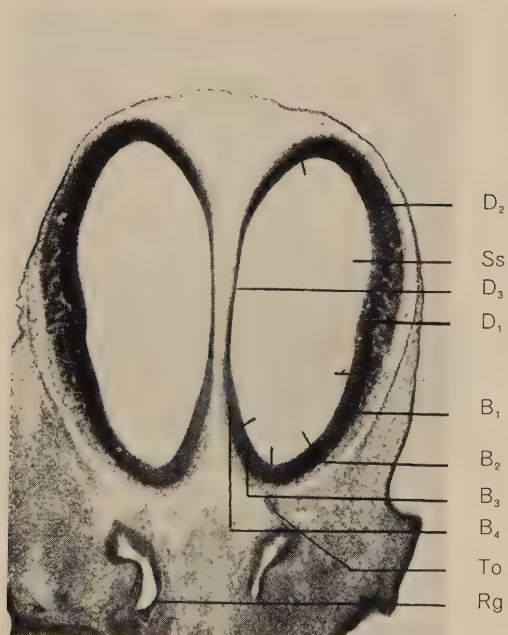


Abb. 27



Paläostriatum, das erst im kaudal gelegenen Teil mächtig anschwillt, so daß die Eminentia basalis (B 3) nicht mehr verfolgt werden kann (Abb. 28). Die Commissura anterior ist als Faserzug noch nicht vorhanden, doch sind ihre ersten Anlagen erkennbar (Brückenbildung zwischen den beiden paläostriatalen Gebieten; Abb. 29, Pfeil). Auch die Bildungszone des Archistriatum läßt sich nachweisen. Als deutlichen Faserzug erkennen wir im kaudalen Teil den Tractus occipito-mesencephalicus. Die Hemisphären haben sich in kaudaler Richtung erst wenig vergrößert, auch sind die Wände noch gleichmäßig dick und kaum differenziert.

Die folgende Entwicklungsstufe (Pm. 3) kann mit DURWARDS Stadium B homologisiert werden. Während sich im Frontalpol der Querschnitt durch das Hirn immer noch als ovale Blase präsentiert, deren Lateralwände etwas verdickt sind, haben sich weiter kaudal die Primordien von Paläo- und Neo-Hyperstriatum schon rostral des Foramen interventriculare wesentlich vergrößert (Abb. 30). Die Grenze zwischen Wulst und Striatum ist schärfer ausgeprägt, da das Wachstum des ersteren gegenüber den letzteren Teilen zurückbleibt. Sehr deutlich tritt die Fissura neopaläostriatica hervor. Im basalen Teil der Hemisphären finden wir sowohl bei *Passer montanus* als auch *domesticus* in gewissen Stadien (6.-8. Bruttag) eine ausgesprochene Untergliederung des Paläostriatum in den B 1- und B 2-Komplex. Vergleichen wir Abb. 28 mit 30 und 31, so sehen wir, daß sich das anfänglich flache B 2 ebenfalls vorwölbt und einen ausgeprägten Buckel bildet, so daß innerhalb des Paläostriatum ein Sulcus entsteht (siehe auch Schema 4). Durch das Wachstum der beiden B-Formationen verschwindet diese Bildung im Verlaufe der Ontogenese bald.

Weiter kaudal, kurz vor dem Foramen interventriculare formiert sich im ventromedianen Teil der Hemisphärenwand die Eminentia basalis, die sich ebenfalls als gut gegliederte Bildung verfolgen läßt (Abb. 32).

Durch die nun auftretende Verbreiterung des Hirns entsteht speziell im kaudaleren Teil ein Aspekt, der den Schluß auf basale Entstehung des Striatum, wie sie von gewissen Autoren angenommen wurde, verständlich macht. Die Primordien deren buckelartige Vorwölbungen im rostral gelegenen Teil des Hirns sich von einer ventro-dorsalen Ebene erheben, kippen im kaudalen Teil um, so daß sie sozusagen auf einer Horizontalebene stehen (Abb. 33).

Die Fissura neopaläostriatica wird im Zusammenhang mit dieser

Abb. 28

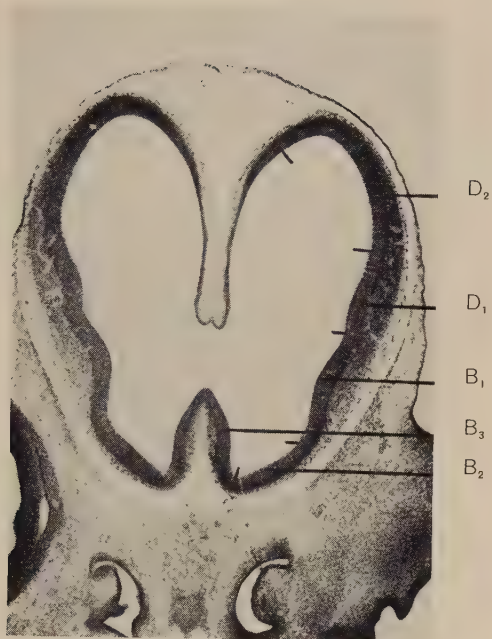


Abb. 29

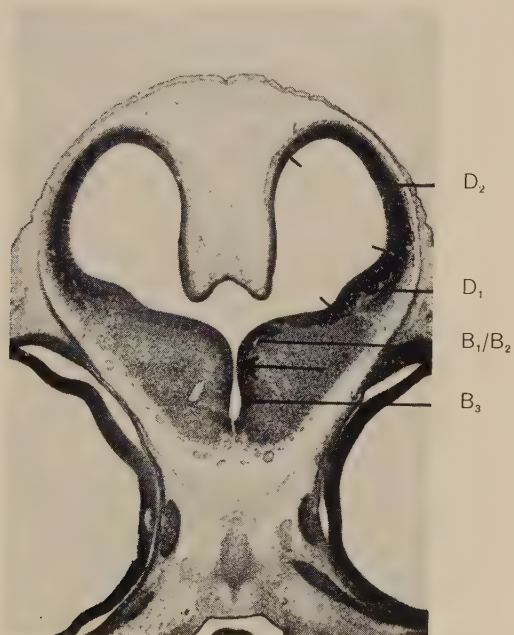


Abb. 30

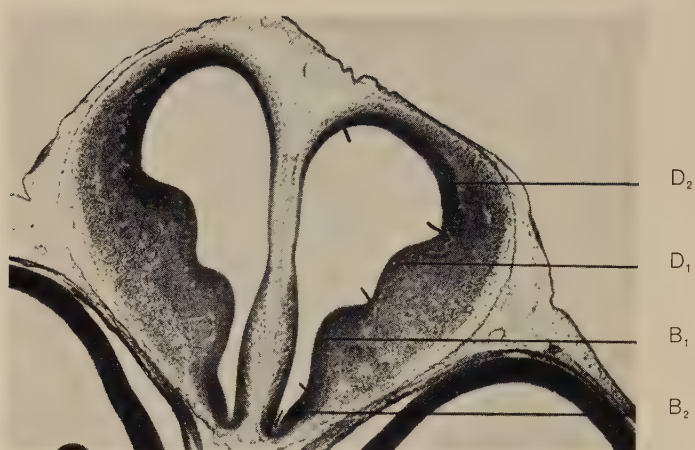


Abb. 31

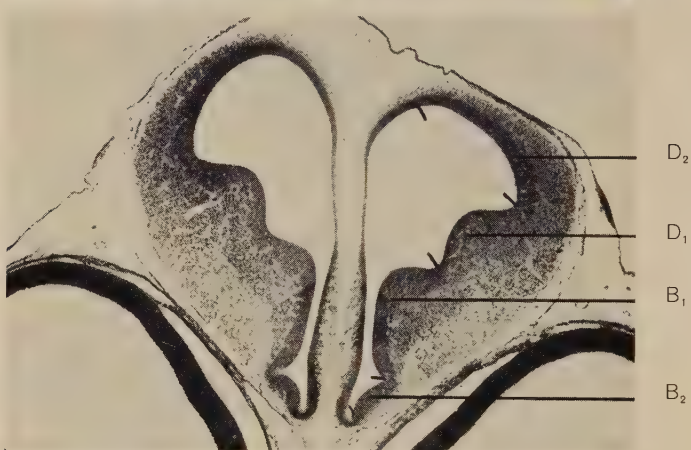
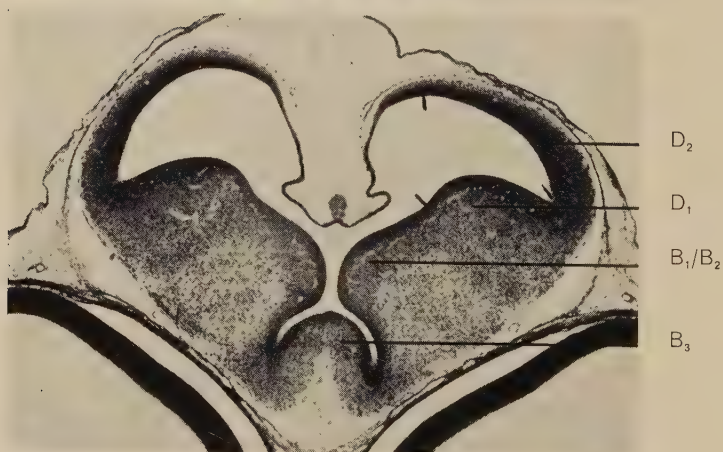


Abb. 32



Verschiebung seichter und ist kaudal des Foramen interventriculare nicht mehr nachweisbar.

Besonders im lateralen Gebiet zeigt sich die Anlage der Lamina medullaris dorsalis, durch eine schmale, zellenfreie Zone, die jedoch gegen den Ventrikel zu verschwindet. Entlang der lateralen Oberfläche der Hemisphären zieht der Tractus fronto-archistriaticus. Ebenso ist in dieser Region als Zellverdichtung der Nucleus basalis in Erscheinung getreten; die Anlage des Archistriatum hat sich nicht weiter entwickelt (Abb. 33). Die übrigen Faserverbindungen sind gegenüber den vorangegangenen Stadien nicht weiter differenziert. Hingegen erstreckt sich das Primordium des Neo-Hyperstriatum nun bis in den Occipitalpol (Abb. 34).

Im folgenden Stadium (Pm. 4) haben sich die Wände der Hemisphären wesentlich verdickt, so daß im rostralen Pol der Ventrikel nur noch als schmaler Spalt auftritt. Im basalen Teil bildet sich nun in der medioventralen Ventrikelkante ein Bulbus olfactorius aus, der in diesem frühen Stadium der Entwicklung noch deutlich paarig angelegt ist.

Bemerkenswert ist, daß zumindest in dieser rostralen Region das Wulstgebiet ebenfalls stark gewachsen ist. Der Sulcus superstriaticus (Ss), der Wulst und Striatumteile trennt, ist sogar viel stärker entwickelt als die Fissura neopaläostriatica (Fnp), die anfänglich sehr seicht, erst weiter kaudal als ausgeprägte Furche auftritt (Abb. 35).

Schon auf diesem Niveau finden wir auch die Lamina medullaris dorsalis (Lmd) angedeutet, allerdings ist von der späteren konvexen Krümmung gegen die Hirnbasis wenig zu bemerken, teilweise finden wir sogar einen konkaven Verlauf.

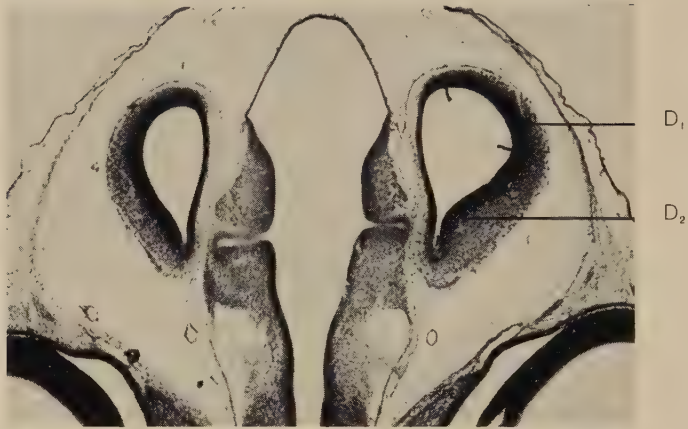
Der Nucleus basalis (Nb) ist ebenfalls gut erkennbar, während das Archistriatum, trotz Größenzunahme, nur schwer abzugrenzen ist (Abb. 36). Da die Commissura anterior (Ca) nun die ersten Faserbildungen zeigt, können wir anhand dieser Verbindungen das Archistriatum lokalisieren. Auch der Occipitalpol hat an Größe zugenommen, durch Auswachsen der ventrolateralen Region verengt sich der Ventrikelspalt immer mehr, und der laterale Ventrikelspalt prägt sich deutlicher aus (Abb. 37).

Im nächsten Stadium (Pm. 5) hat sich nun ein typischer Bulbus olfactorius gebildet, in welchen der Ventrikel je einen Fortsatz entsendet. Noch haben wir eine ausgesprochen paarige Anlage, doch krümmen sich die beiden Ausstülpungen in Richtung der Median-

Abb. 33



Abb. 34



ebene, berühren einander, sind jedoch noch nicht miteinander verwachsen: es formiert sich jetzt eben eine Verwachsungsstelle (Vw) (Abb. 38). Der Ventrikelspalt hat sich im Rostralteil der Hemisphäre weiter verengt. Der Sulcus superstriaticus zwischen Wulst und striatalen Teilen wird dadurch seichter, auch die Fissura neopaläostriatica ist bei *Passer montanus* in späteren Stadien lange nicht mehr so markant wie bei anderen Vogeltypen (Abb. 39).

Erst weiter kaudal vertieft sich dieser Sulcus wieder und verlagert sich dorsalwärts. Der Nucleus basalis liegt immer noch im ventrolateralen Gebiet (Abb. 40 und 41). Die Eminentia basalis, die in den vorangegangenen Stadien eine ausgeprägte Formation

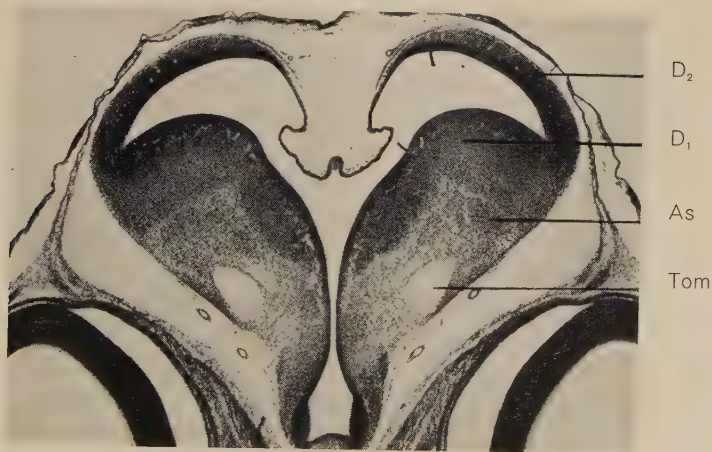
Abb. 35



Abb. 36



Abb. 37



darstellte, verliert an Bedeutung und zeigt sich erst knapp rostral vor dem Foramen interventriculare. Auf demselben Niveau können wir im Paläostriatum ein Paläostriatum primitivum (Ppr) und augmentatum (Pa) unterscheiden, da sich die Faserstränge des Brachiums (Br) weiter entwickelt haben (Abb. 43). Etwas weiter kaudal treffen wir auf die Commissura anterior, die sich jetzt in das schon stark ventral verlagerte Archistriatum hineinzieht; eine Begrenzung gegenüber dem Neostriatum läßt sich nicht festlegen, trotzdem muß man annehmen, das erstere habe sich wesentlich ausgedehnt. Ebenso formen Neo- und Hyperstriatum einen Komplex, der ungliedert ist und auch gegenüber dem Wulst nicht abgegrenzt werden kann.

In Occipitalpol erfüllt das Neostriatum bereits den größten Teil des Ventrikelraumes, und die Wandungen, mit Ausnahme der medianen, sind stark verdickt (Abb. 44).

In diesem Stadium finden wir sodann ausgeprägte kortikale Bildungen im dorsalen sowie im ventrolateralen Gebiet. Diese Rinde läßt sich besonders im rostralen Gebiet gut verfolgen, da sie sich teilweise von der Unterlage abgelöst hat.

Das nächste Stadium (Pm. 6) bietet uns beinahe den Aspekt des Adult-Hirnes, wie es bei HUBER und CROSBY dargestellt wurde. Die Riechlappen sind noch nicht restlos verwachsen, doch umrißmäßig ist das Bild der unpaaren Anlage vorhanden. Im Rostralpol hat sich der Ventrikelspalt noch mehr verengt, und dabei ist die Gliederung, welche in den vorangegangenen Stadien so ausgeprägt war, praktisch verschwunden (Abb. 45).

Das Wulstgebiet geht nun anteilmäßig zurück, und die striatalen Teile gewinnen an Bedeutung. Da die Vallecula schwach angedeutet ist, können wir annähernd eine Grenze zwischen Wulst und Neo-Hyperstriatum festlegen. Diese beiden Regionen sind noch kaum voneinander zu trennen, lateral zeigt sich jedoch in diesem Gebiet eine Kernbildung, möglicherweise das Ektostriatum (Abb. 46 und 47). Endete in früheren Stadien die Lamina medullaris dorsalis ventrolateral, so verlagert sich diese periphere Endigung durch das starke Wachstum des neo-hyperstriatalen Gebietes sowie des Wulstes in die adult-typische ventrale Lage (Abb. 48). In diesem Stadium finden wir alle Großgebiete ausdifferenziert, auch alle wichtigen Faserzüge sind deutlich angelegt.

Zusammenfassend läßt sich sagen: die frühe Ontogenese verläuft bis zum zweiten geschilderten Stadium wie bei allen anderen Vogel-

Abb. 38

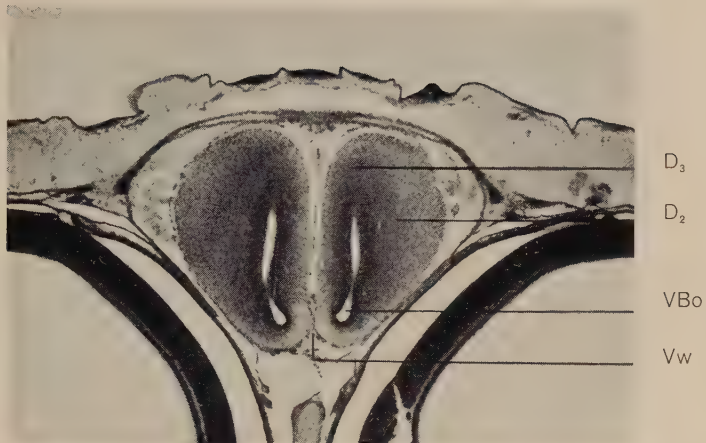


Abb. 39

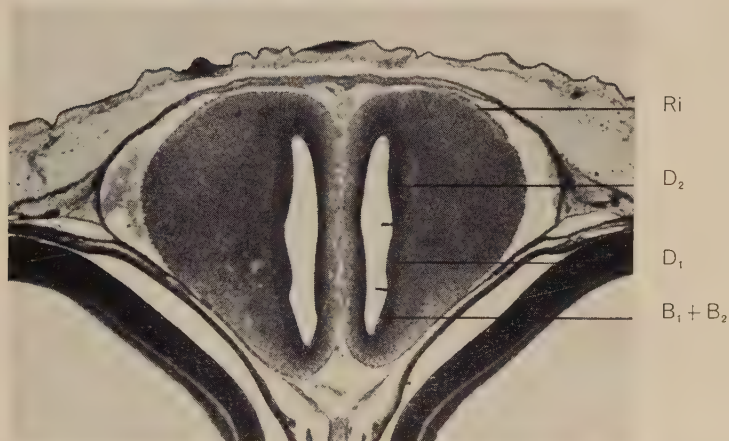


Abb. 40



Abb. 41



D₂
D₁
Lmd
B₁ + B₂

Abb. 42



D₂
D₁
B₁ + B₂

Abb. 43



D₂
D₁
B₁
Ppr
Nb
Ca

typen. Dann macht sich im Ventrikel eine überaus scharfe Gliederung in Wulst, Neostriatum, Hyperstriatum ventrale und Paläostriatum bemerkbar, die aber im Verlaufe der Ontogenese bis zum Schlüpfmoment beinahe restlos verschwindet.

In der zweiten Hälfte der Brutzeit zeigt sich eine Tendenz zum Breitenwachstum, das heißt, die neo-hyperstriatalen Teile haben eine Wachstumstendenz in ventrolateraler Richtung, so daß das Paläostriatum lateral überlappt wird und dadurch die Lamina medullaris dorsalis ventral endet. Kurz vor dem Schlüpfen sind sodann alle Teile, die wir im Adulthirn unterscheiden, deutlich formiert, obgleich die Begrenzungen im Hirn von *Passer montanus* nie sehr scharf auftreten.

Die Riechlappen scheinen erst im Schlüpfmoment zusammenzuwachsen und damit unpaar zu werden.

Relativ früh im Laufe der Ontogenese sind sodann die dorso-lateralen und ventralen Rindenschichten sehr gut ausgebildet. Unsere Untersuchungen stimmen im wesentlichen mit den Resultaten, die DURWARD am Gehirn von *Passer domesticus* unternahm, überein. Insbesondere können wir seine Angaben bezüglich des Wulstes (Cortex) bestätigen. Diese Region bildet im rostralsten Teil der Hemisphären den Hauptteil, das heißt, sie nimmt annähernd die ganze dorsale Hälfte des Querschnittes ein, erst in kaudaler Richtung verläuft sie keilförmig zu einer lamellenartigen Bildung aus. Erst nach der Ausdifferenzierung des Paläo- sowie des Neo- und Hyperstriatums setzt ein intensives Wachstum des Wulstes ein, und es kommt zu der oben beschriebenen Verbreiterung der Hemisphären. Leider läßt sich mit einer Kernfärbung die Feingliederung des Wulstgebietes nicht verfolgen. Merkwürdigerweise ist eine Valleculla nur während kurzer Zeit nachzuweisen, im Schlüpfmoment ist sie kaum mehr zu erkennen.

Neben *Passer montanus* wurden aus der Gruppe der Passerinen noch *Hirundo rustica*, *Turdus merula* und *Corvus corone* untersucht; das heißt, wir haben je einen Vertreter mit niedrigerem, gleichem und höherem Hemisphärenindex (*Passer domesticus* 7,22; *Hirundo rustica* 4,62; *Turdus merula* 6,67; *Corvus corone* 15,38). Die Amsel mit annähernd gleichem Index zeigt kaum Abweichungen in der ontogenetischen Kerndifferenzierung. Einzig der Lateralventrikel ist in entwicklungsmäßig vergleichbaren Stadien stärker ausgebildet.

Die Schwalbe mit niedrigerem Index (4,62) zeigt in ontogenetisch

Abb. 44

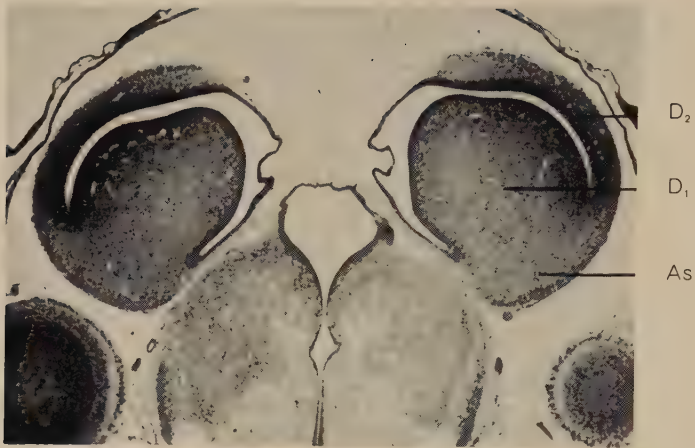


Abb. 45

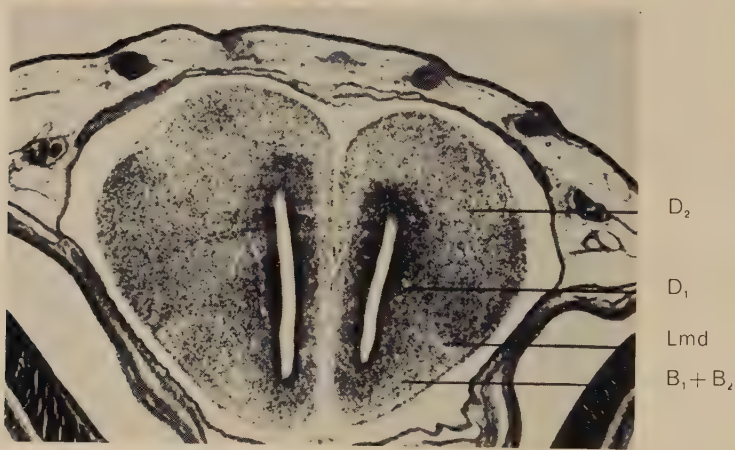


Abb. 46



Abb. 47

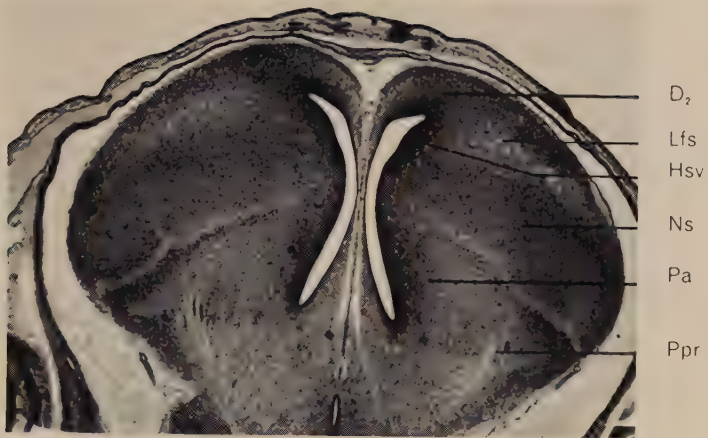


Abb. 48

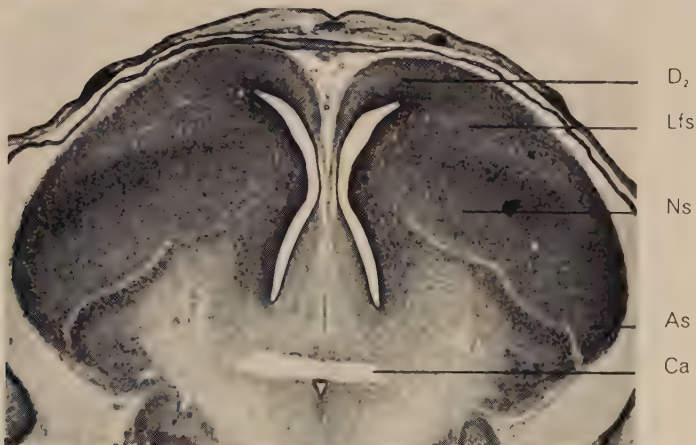
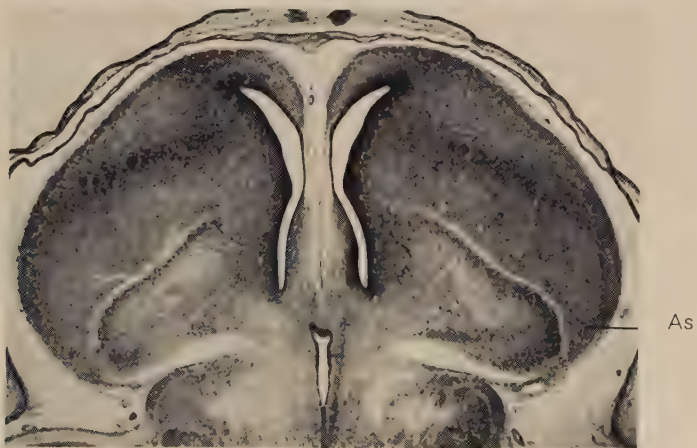


Abb. 49



gleichwertigen Stadien eine etwas schwächer hervortretende Gliederung im Frontalpol, speziell in den Frühstadien. Das Paläostriatum überwiegt nicht in dem Maße wie wir es bei Passer angetroffen haben, deshalb tritt auch die Fissura neo-paläostriatica besser hervor. Da jedoch das Neostriatum in weit geringerem Maße wuchert als bei höher evoluierten Formen, ist die Verlagerung des Archistriatum in ventrale Regionen der Hemisphäre nicht so ausgeprägt. Damit verbunden ist natürlich auch eine schwächere Ventralkrümmung der Lamina medullaris dorsalis.

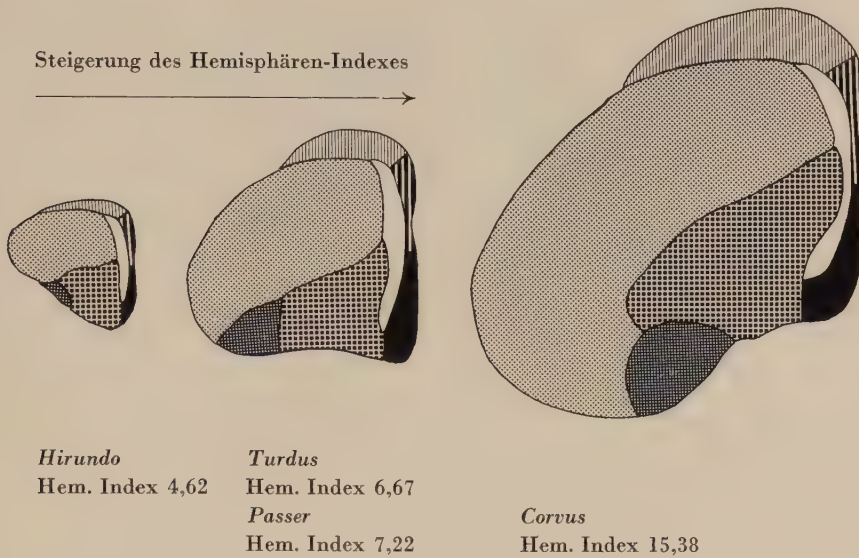
Ziehen wir zum Vergleich noch die Rabenkrähe mit sehr hohem Index (15,38) heran, so zeigt sich in Frühstadien eine Verzögerung des neostriatalen Wachstums. Erst später setzt die intensive Entwicklung ein, und zwar in viel stärkerem Maße als wir es bis anhin beobachten konnten. Die Verlagerung des Archistriatum erreicht daher ein Maximum innerhalb der Passerinen, indem es durch das lateroventral vorstoßende Neostriatum in eine ventromediane Lage gedrängt wird (Schema 2).

c) *Strigiformes*

Aus der Gruppe der Nachtraubvögel standen uns sechs Embryonen der Schleiereule (*Tyto alba*) zur Verfügung. Wie uns ein erstes Stadium (Ta. 1) zeigt, verläuft die frühe Embryonalperiode wiederum gleich derjenigen der schon besprochenen Vogeltypen.

Doch schon in einem Exemplar (Ta. 2), das etwa dem achten Bruttag beim Wellensittich entspricht, sehen wir den Beginn adult-typischer Züge. Vor allem zeigt sich die durch Massenzunahme des Wulstes bedingte Stauchung der Basalpartie (STINGELIN [1955]) und damit die Kaudalverschiebung der Bulbi olfactorii. Wir finden daher im Teil rostral der Riechlappen eine in dorsoventraler Richtung gleichmäßig verdickte Lateralwand der Hemisphäre, welche durch D 2 gebildet wird (Abb. 50) und erst kaudal dieser Bildung zeigt eine schwache Vorwölbung das Primordium des Neo-Hyperstriatum an (Abb. 51). Infolge der oben beschriebenen Umformung der Hemisphären dominiert in Querschnittsbildern vorerst der neo-hyperstriatale Teil und das Wulstgebiet. Verfolgen wir diese Regionen in kaudaler Richtung, so formiert sich unterhalb der ersteren das Paläostriatum. Rostral ist nur der B 1-Komplex, weiter kaudal aber auch der B 2-Komplex ausgebildet. Zwischen diesen beiden

Schema 2. Ausbildung der striatalen Teile innerhalb einer Ordnung



Regionen bildet sich ein tiefer Sulcus interpaläostriaticus aus, der weit prägnanter ist als die Fissura neopaläostriatica (Abb. 52). Kaudalwärts läuft er jedoch aus und die Fissur wird deutlicher (Abb. 53).

Die Lamina medullaris dorsalis ist nur sehr schwach sichtbar und infolge der Ausdehnung des Neostriatum stark nach ventral gekrümmt. Die Eminentia basalis ist gut ausgebildet und unterscheidet sich nicht von dem Bild bei andern Vogeltypen. Im Occipitalpol ist die Differenzierung noch sehr gering (Abb. 54). Mit Ausnahme des Tractus occipito-mesencephalicus sind die Faserverbindungen kaum nachweisbar.

Ein älteres Stadium (Ta. 3) läßt uns das intensive Wachstum, speziell dasjenige des neostriatalen Primordium erkennen. Der Ventrikelspalt hat sich daher stark verengt, besonders im Rostralpol, der dadurch schon die adulttypische Gliederung aufweist (Abb. 55). Ebenso ist nun die Vallecule sehr gut ausgeprägt. Die Sukzession der Kerngebiete innerhalb der Hemisphären ist identisch jener des Exemplars Ta. 2. Doch nimmt sowohl Neostriatum (D 1) als

Abb. 50

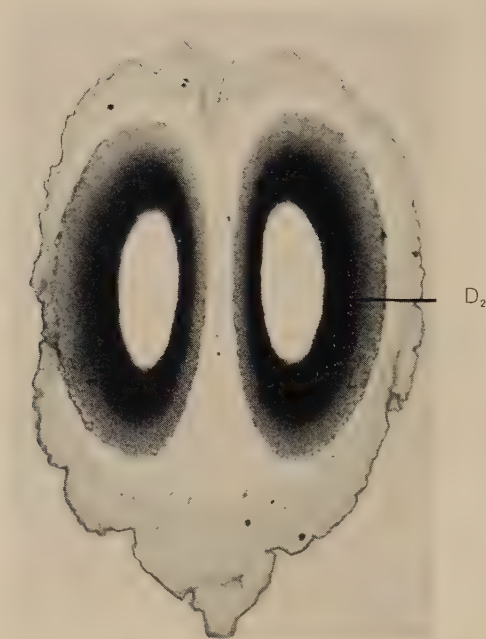


Abb. 51



Abb. 52



Abb. 53

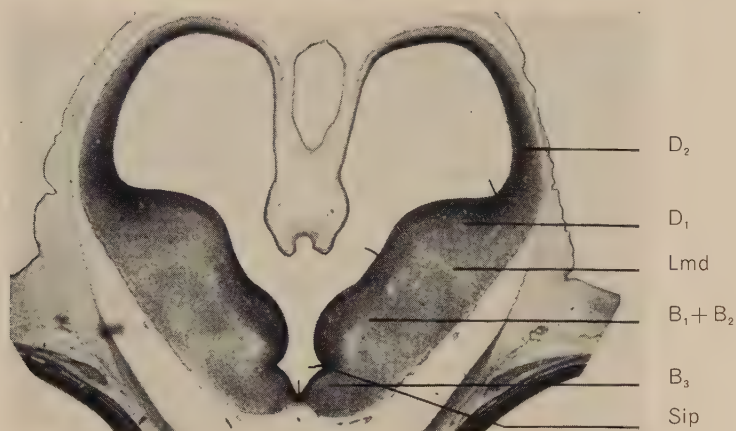


Abb. 54



Wulst (D 2) ausdehnungsmäßig eine Vorrangstellung ein, während das Paläostriatum sich auf ein kleines Gebiet um die ventrale Ventrikelkante beschränkt (Abb. 56).

Wiederum sind der B 1- und B 2-Komplex sehr deutlich erkennbar und durch einen tiefen Sulcus interpaläostriaticus voneinander geschieden, der erst in kaudaler Richtung verschwindet. Umgekehrt ist es bei der Fissura neopaläostriatica und dem Sulcus superstriaticus der Fall, diese beiden Grenzen prägen sich erst in den kaudaleren Regionen besser aus (Abb. 57).

Zusammenfassend läßt sich erkennen, daß die Formung des adult-typischen Hirnes schon im Embryonalstadium beginnt, obgleich auch postembryonale Massenverschiebungen stattfinden, wie verschiedene Untersuchungen an andern Vogelarten gezeigt haben (SUTTER [1943], KOCHER [1948]).

Typisch ist bei Eulen die Verschiebung der basalen Partie der Hemisphäre in ventrokaudaler Richtung (STINGELIN [1955]) und damit in Zusammenhang die Ausdehnung des Wulstgebietes. Deutlich ist schon während der Ontogenese auch die volumenmäßige Vergrößerung der Gebiete, welche aus dem Primordium des Neo-Hyperstriatum stammen, während das Paläostriatum in seiner Entwicklung zurückbleibt.

Da die untersuchten Embryonen nicht einwandfrei datiert werden konnten, läßt sich über den Zeitpunkt der Ausdifferenzierung aller Kerngebiete nichts Genaues aussagen, um so mehr als auch gewisse entscheidende Entwicklungsstadien nicht in unserem Besitze waren.

d) *Apodiformes*

Von den bearbeiteten Objekten wurden zwei Stadien des Alpenseglers (*Apus melba*) genau ausgewertet. Bis zum zehnten Bruttag beobachteten wir keine prinzipiellen Divergenzen in der Entwicklung.

In einem Stadium (Am. 1), rund dem 11. Bruttag entsprechend, finden wir die beiden Bulbi olfactorii miteinander verwachsen, das heißt, der unpaare Riechlappen hat sich gebildet. Jeder Ventrikel entsendet einen Fortsatz in den entsprechenden Bulbus, eine Kommunikation fehlt jedoch.

Sehr ausgeprägt ist das Wulstgebiet, welches durch einen tiefen Sulcus superstriaticus von den übrigen striatalen Regionen abge-

Abb. 55

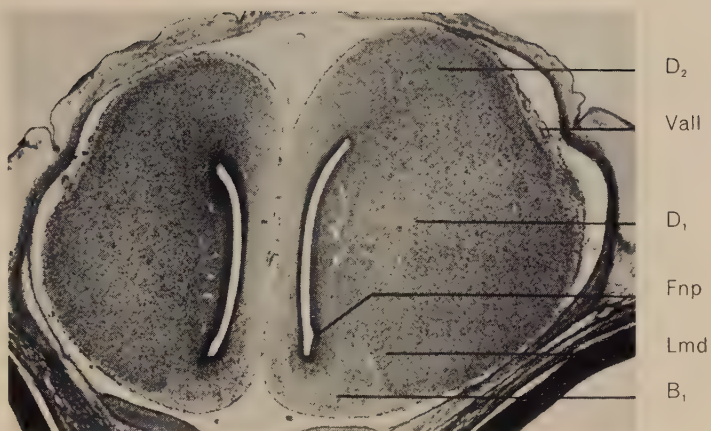


Abb. 56

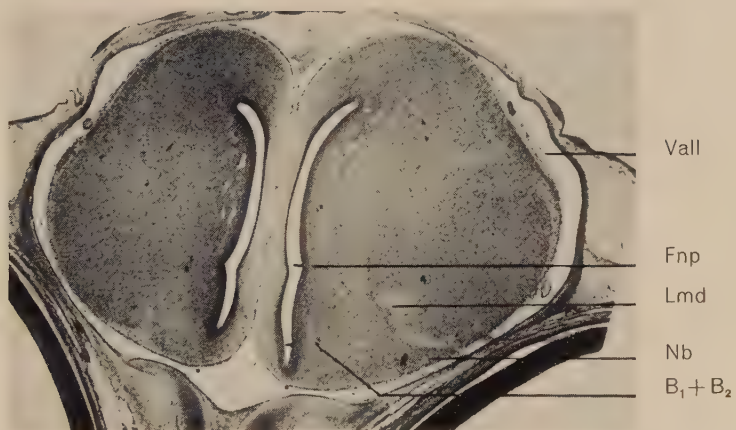
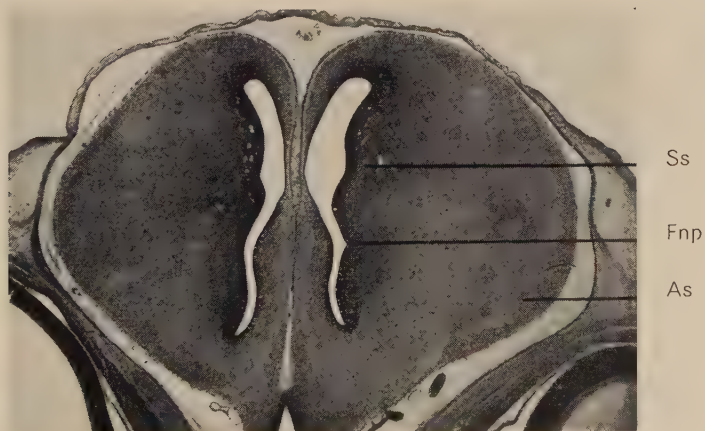


Abb. 57



trennt wird (Abb. 58). An der ventralen Ventrikelkante folgt direkt auf die Bulbusformation das Paläostriatum, durch die Lamina medullaris vom Primordium des Neo-Hyperstriatum gesondert. Schon kurz nach dem ersten Auftreten des Paläostriatum innerhalb einer Schnittserie formt sich eine Fissura neopaläostriatica.

In kaudaler Richtung nimmt die Dominanz des Wulstes ab (Abb. 59), und der neostriatale Kern tritt deutlicher hervor. Auffallend ist auch die in der rostralen Partie der Hemisphäre sehr breite Septumwand. Innerhalb des Paläostriatum augmentatum differenziert sich das Paläostriatum primitivum, und auf demselben Niveau erkennen wir lateral auch das Archistriatum (Abb. 60 und 61).

Das Brachium cerebri und die Commissura anterior sind in ihrer Faserstruktur ersichtlich. Im Primordium des Neo-Hyperstriatum ist noch keine Differenzierung aufgetreten.

Im Stadium Am. 2 ist die Ausbildung des Riechlappens adult-typisch geworden (Abb. 62). Der Ventrikel zeigt im Rostralpol kaum mehr eine Untergliederung, insbesondere ist kein Sulcus superstriaticus mehr erkennbar. Die Vallecule ist sehr prägnant, und dadurch läßt sich nun das Wulstgebiet genauer abtrennen, besonders auch, da sich die Lamina frontalis superior abzuzeichnen beginnt (Abb. 63). Das Primordium des Neo-Hyperstriatum ist sowohl differenziert in Neostriatum und Hyperstriatum ventrale als auch innerhalb des ersteren in einzelne Untergebiete, doch soll in Zusammenhang mit unserer Arbeit auf diese Feingliederung nicht eingegangen werden.

Auch das Archistriatum gliedert sich nun in einen dorsalen und einen ventralen Kern (Abb. 67). Im Occipitalpol finden wir sodann noch eine schwache Andeutung des Sulcus superstriaticus (Abb. 68).

Überblicken wir die Ontogenese des Alpenseglers, so finden wir bis zum 11. Bruttage kaum eine Abweichung vom Ontogenesetypus, wie er durch die Psittaciformes und Passeriformes vertreten wird. In diesem Entwicklungsalter erkennen wir noch wesentliche, reptilienhafte Züge, wie Sulcus superstriaticus und breite Septumwand. Das erste Merkmal reduziert sich sukzessive in den folgenden Bruttagen, während das letztere auch im Schlüpfmoment noch ausgeprägt vorhanden ist.

Trotz der relativ ausgedehnten Brutdauer von 21 Tagen, finden wir Ende des 13. Embryonaltages (Stadium Am. 2), alle Kerne des

Abb. 58

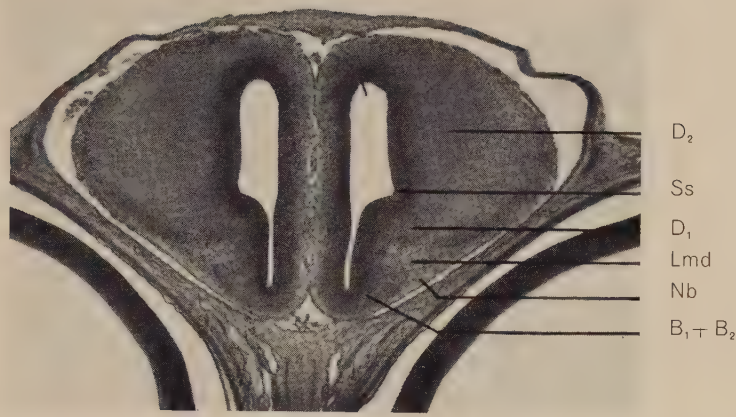


Abb. 59

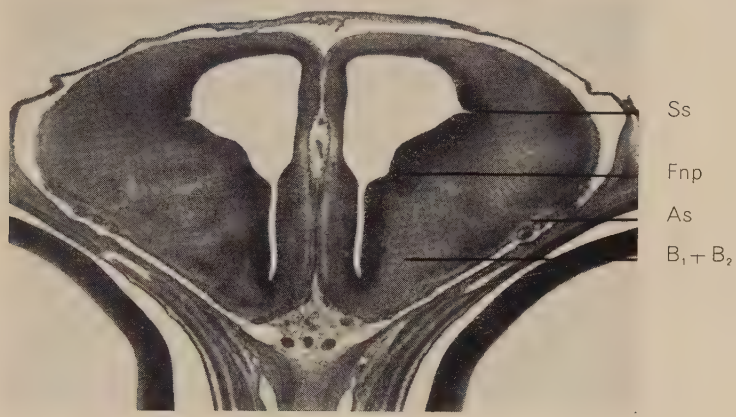


Abb. 60

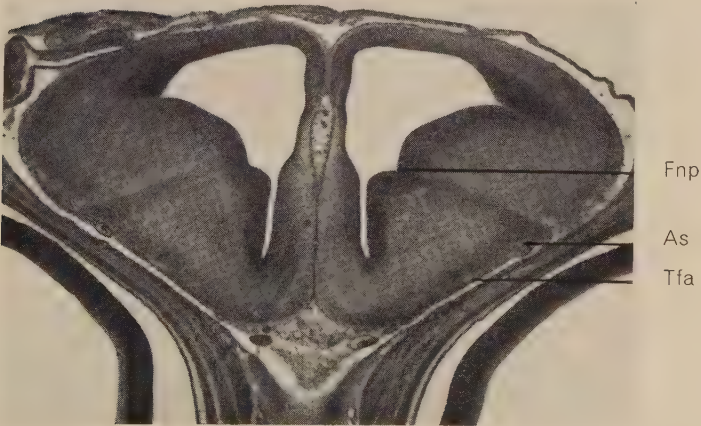


Abb. 61

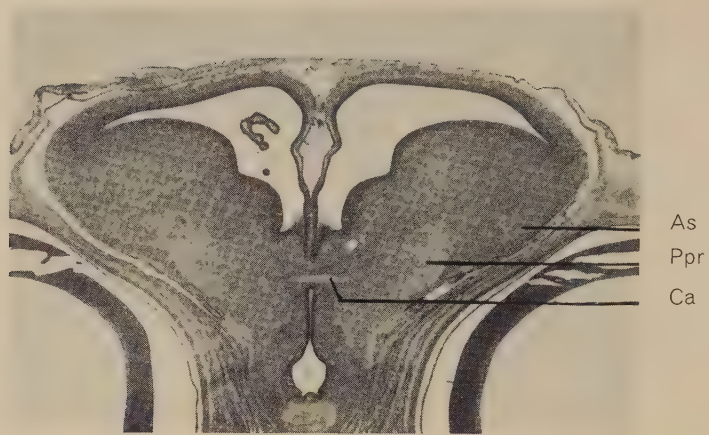


Abb. 62

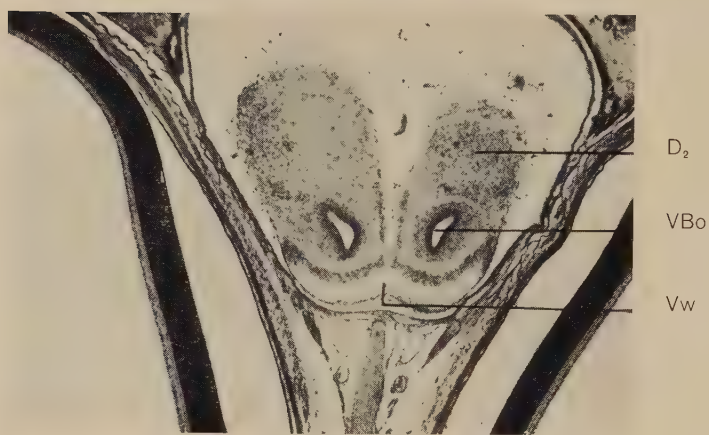


Abb. 63

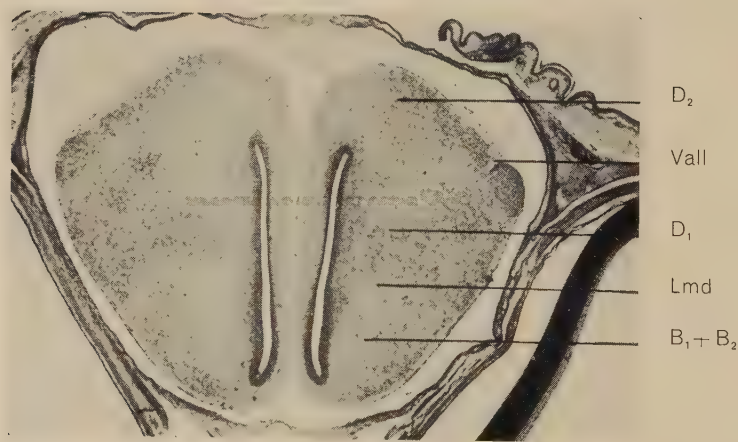


Abb. 64

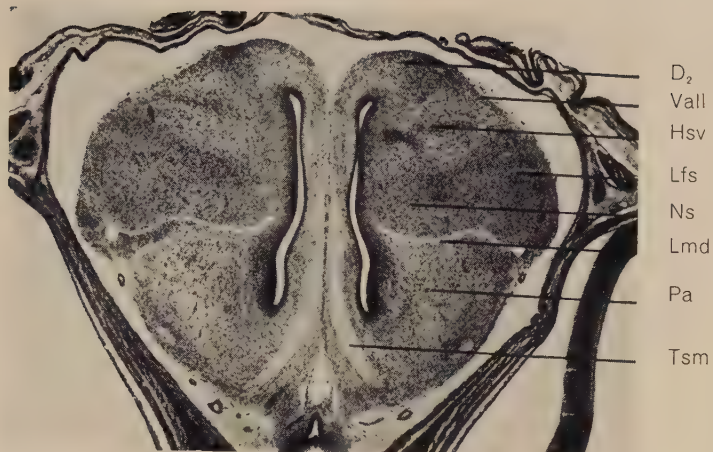


Abb. 65

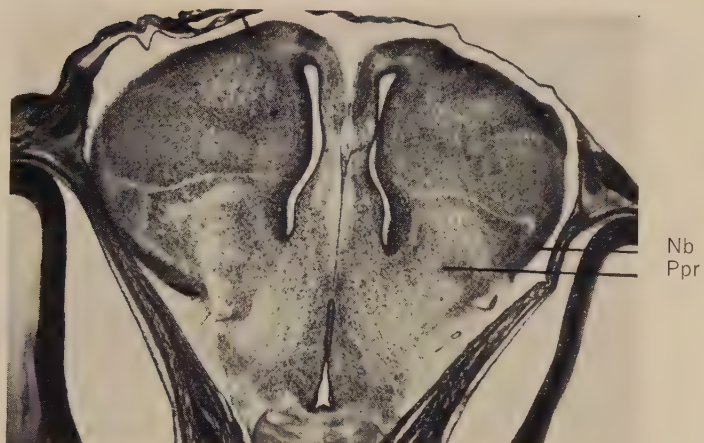
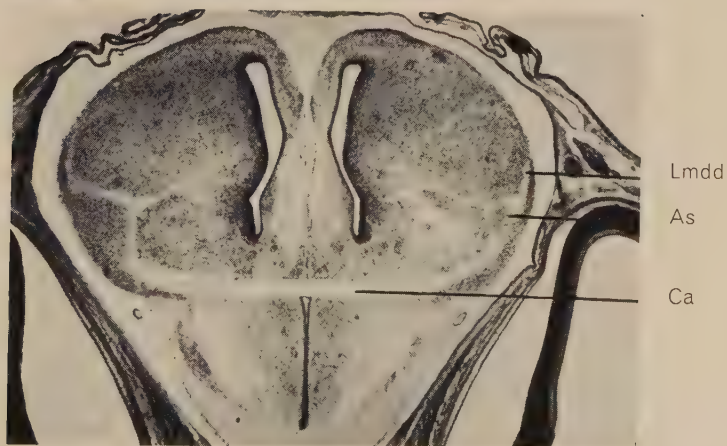


Abb. 66



Adulthirnes ausdifferenziert, wie ein Vergleich mit den Untersuchungen KOCHERS (nicht publiziert) über das Hirn des adulten Alpenseglers ergibt.

Morphologisch fällt uns eine starke Ähnlichkeit des Alpenseglershirnes mit jenem der Schwalbe auf, sowie auch ontogenetisch eine Übereinstimmung der Kerndifferenzierung. Doch dürfen wir in dieser Übereinstimmung nicht eine Anpassung des Hirnes an die gleiche Formspezialisierung der Adultvögel sehen, sondern müssen in allererster Linie berücksichtigen, daß beide Formen primitive, niedrigevoluierte Typen darstellen.

e) *Casuariiformes*

Betrachten wir aus dieser Gruppe den Emu (*Dromiceius novae-hollandiae*), mit einer extrem langen Brutdauer von rund 60 Tagen, so sollten wir eine proportionale Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit vorfinden. Unsere untersuchten Exemplare wurden alle künstlich bebrütet. Da jedoch die Eier vor dem Einlegen in den Brutschrank mehrere Tage gelagert wurden und die Bebrütungstemperatur niedriger als bei der Naturbrut war, können unsere Stadien zeitlich nur sehr summarisch mit denjenigen anderer Vögel verglichen werden.

Unser erstes Stadium (Dn. 1, neun Tage bebrütet) entspricht ziemlich genau den Verhältnissen beim Wellensittich Mu. 2. Die Augenblasen haben sich bereits abgegliedert, das Ektoderm ist überall von der Hirnwandung abgehoben. Innerhalb der Wandung hat noch keine weitere Differenzierung stattgefunden.

Ein nächstes Stadium (Dn. 2, 13 Tage bebrütet) zeigt uns die ersten Anfänge einer Hemisphärenbildung (He, Abb. 70), zugleich beginnt sich auch die Wandung zu differenzieren, doch sind die Grenzen lange nicht so ausgeprägt wie in vergleichbaren Embryonen anderer Vogelarten (Abb. 71 und 72). Auffallend ist die sehr breite Anlage des Telencephalons, wie sie sonst nirgends mehr vorgefunden wurde.

Ein letztes Exemplar (Dn. 3, 16 Tage bebrütet) weist immerhin schon wesentliche Züge des Adulthirnes vor. Im Frontalpol finden wir den sehr massig angelegten Tractus olfactorius (Abb. 73). Die Hauptkerngebiete können alle nachgewiesen werden, doch ist die Massenentwicklung noch nicht so stark vorgeschritten. Die Ent-

Abb. 67

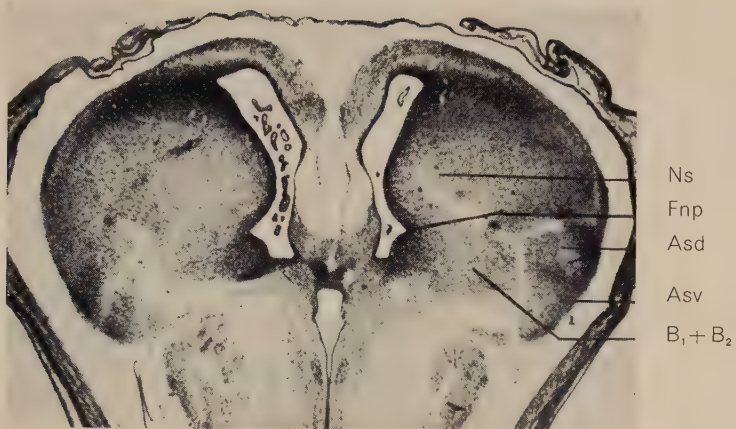


Abb. 68

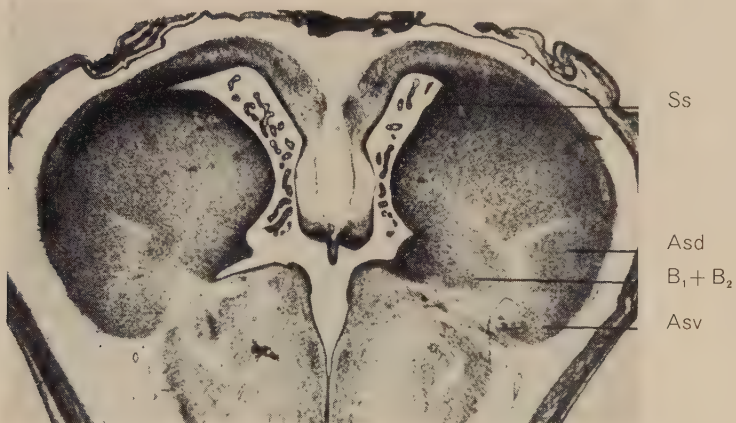


Abb. 69



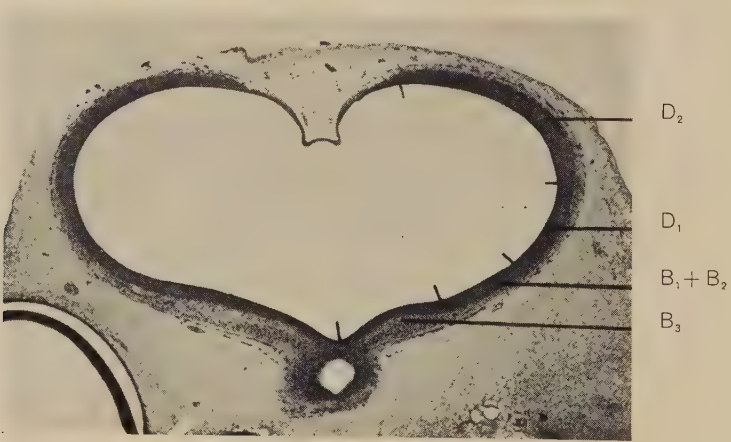
Abb. 70



Abb. 71



Abb. 72



wicklungsstufe entspricht etwa einem 10tägigen Wellensittich (Abb. 74 und 75).

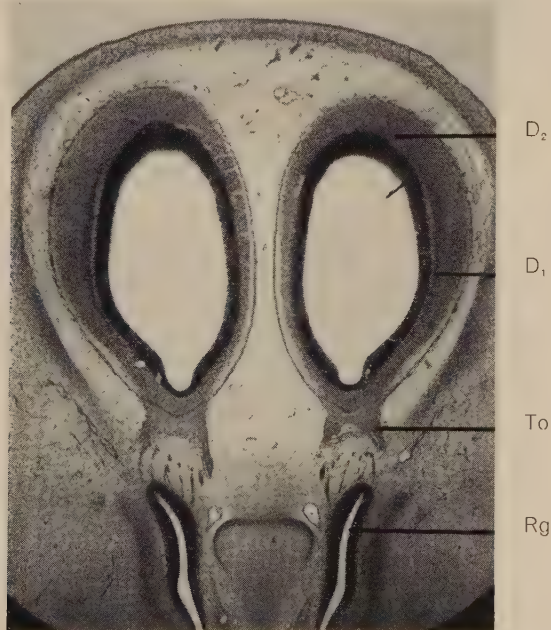
Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Embryonen des Emus trotz der wesentlich längeren Entwicklungszeit, in der Ausbildung des Vorderhirnes nur wenig hinter den anderen untersuchten Vogelarten zurückbleiben, das heißt, die lange Brutdauer dient der Ausdifferenzierung und Reifung eines extremen Nestflüchters.

f) *Coraciiformes*

Von den 12 histologisch bearbeiteten Bienenfressern (*Merops apiaster*) wurden drei Exemplare genau ausgewertet. Leider war das Spektrum der Entwicklungszustände nur klein, so daß trotz der großen Anzahl Untersuchungsobjekte die Angaben nur kursorisch bleiben können.

Unser erstes Stadium (Ma. 1) zeigt schon ein sehr deutliches Auswachsen der Hemisphären. Die Kerngestaltung entspricht den schon bei andern Vögeln besprochenen Situationen. Zu erwähnen sind lediglich eine verhältnismäßig stärkere Ausbildung des Tractus

Abb. 73



olfactorius, des Tractus fronto-archistriaticus sowie eine wesentlich breitere Septumwand. Die Hemisphären sind in fronto-kaudaler Richtung kleiner als bei andern Vögeln, speziell der Occipitalpol, der kaudal nur wenig über das Foramen interventriculare hinausreicht.

Im nächsten Stadium (Ma. 2) hat sich eine ausgeprägte Bulbusformation gebildet und der Ventrikel entsendet in ihn einen röhrenförmigen Fortsatz (Abb. 76). Wiederum ist auffallend die sehr starke Verdickung der Hemisphärenwand, deutlich zeigt sich auch besonders im dorsomedianen Teil eine Schichtung sowie ein Sulcus limitans hippocampi (Begriff nach WARNER im Reptilienhirn), der besonders im mehr kaudal gelegenen Teil des Septums zu sehen ist (Abb. 78).

Abb. 74



Abb. 75

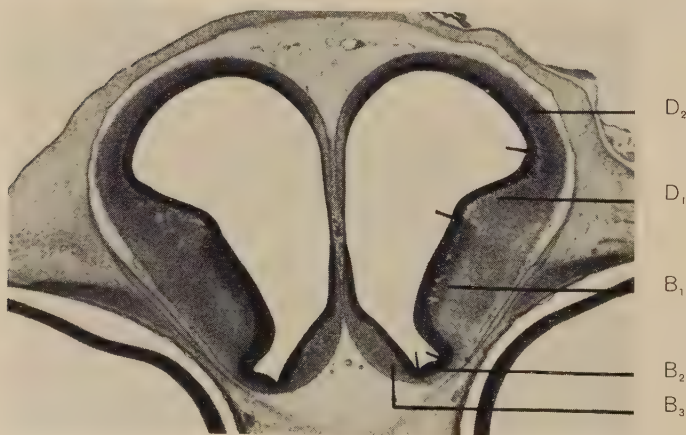


Abb. 76

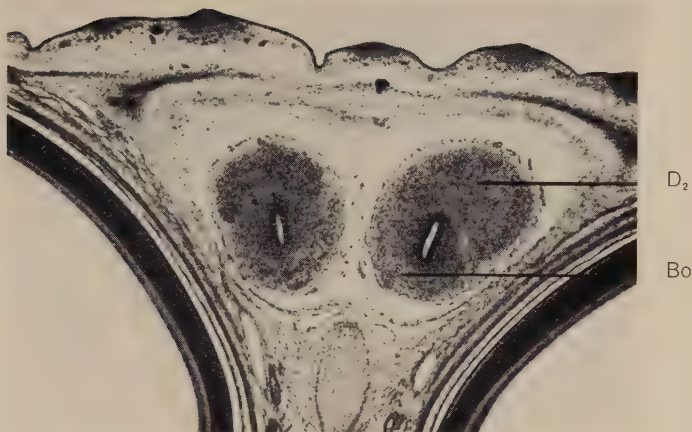


Abb. 77



Abb. 78



Kaudal vom Bulbus schließt direkt das Paläostriatum an. Bezeichnend ist in diesem Stadium das starke Zurücktreten des Neostriatum gegenüber dieser Region und dem Wulst. Vor allem im Rostralpol überwiegen diese beiden Komplexe, das Neostriatum erhält eine typisch dreieckige Form, eine Spitze liegt am Ventrikel und öffnet sich nach lateral (Abb. 77 und 78). Scharf abgegrenzt ist im Frontalteil der Hemisphären der Sulcus superstriaticus, während eine Fissura neo-paläostriatica als seichte Furche nur im kaudaleren Teil auftritt (Abb. 80 und 81).

Die Faserverbindungen sind durchwegs gut ausgebildet (Brachium cerebri und Commissura anterior). Das Archistriatum tritt ventrolateral auf dem Niveau der Commissura anterior in Erscheinung und ist sowohl gegen Neostriatum als auch Paläostriatum durch eine Laminabildung abgegrenzt (Abb. 81). Im Occipitalpol ist die Verdickung der dorsalen Hemisphärenwand besonders auffällig.

Stadium Ma. 3 zeigt ein intensives Auswachsen der Riechlappen in rostraler Richtung. Die Kernverhältnisse sind im Frontalpol nicht wesentlich verschieden von denjenigen in den beiden andern Stadien angetroffenen. Auffallend ist auch hier, daß das Neostriatum nur auf eine sehr kleine Strecke an den Ventrikel grenzt und erst in mehr kaudaler Richtung seine typische Lage einnimmt (vgl. Abb. 82 mit Abb. 84).

Dorsolateral finden wir dem Neo-Hyperstriatum und dem Wulst aufliegend einen Kern («K»), der nicht homologisierbar ist. Er verliert sich in kaudaler Richtung und ist kurz vor dem Foramen interventriculare nicht mehr nachweisbar (Abb. 82).

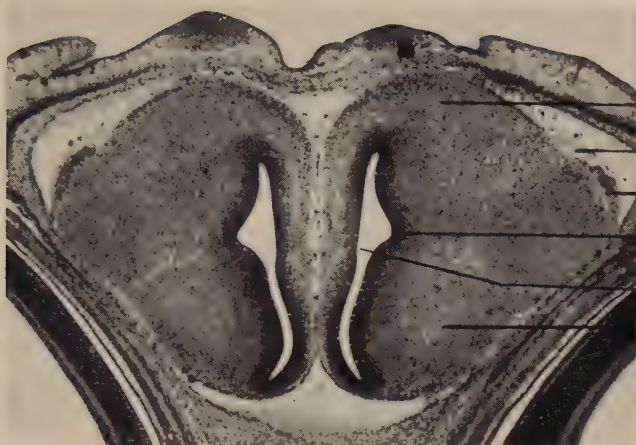
Eigentümlich ist, daß der Sulcus superstriaticus sowohl im Frontal- wie im Occipitalpol sehr deutlich zu sehen ist, während er in der mittleren Partie der Hemisphäre kaum erkennbar ist.

Das Archistriatum finden wir sehr weit lateral, in einer Lage, wie sie für primitive Vogeltypen charakteristisch ist (Abb. 84). Im basalen Teil gliedert sich das Paläostriatum sehr deutlich in seine beiden Kerne.

Spätere Stadien zeigen eigentümliche Divergenzen bezüglich der normalen Vogelontogenese. Leider war aber unser Material nicht ausreichend um eine generelle Deutung zuzulassen.

Betrachten wir zusammenfassend die Ontogenese des Bienenfressers, so zeigt sich als auffälligstes Merkmal die starke Reptilienähnlichkeit. Die wichtigsten Punkte sind: Die Betonung der olfaktorischen Regionen, sehr dicke Septumwände, speziell im Frontal-

Abb. 79



D₂
Vall
Ss
SIh
B₁ + B₂

Abb. 80



D₂
Lfs
Ss
D₁
B₁ + B₂

Abb. 81



D₂
Lfs
Hsv
Ns
As
Ppr
Pa

Abb. 82



Abb. 83



Abb. 84

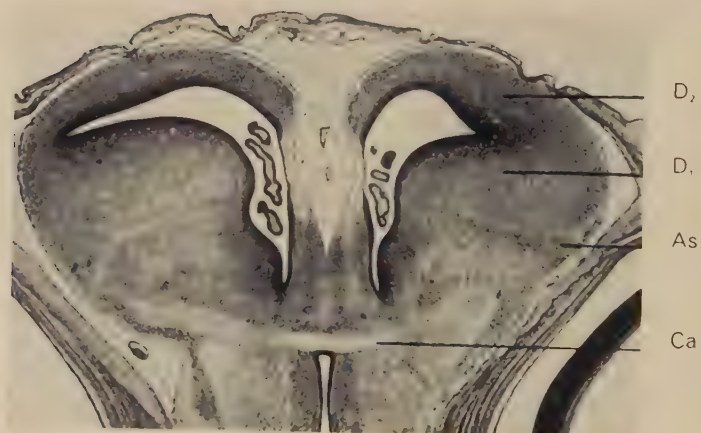
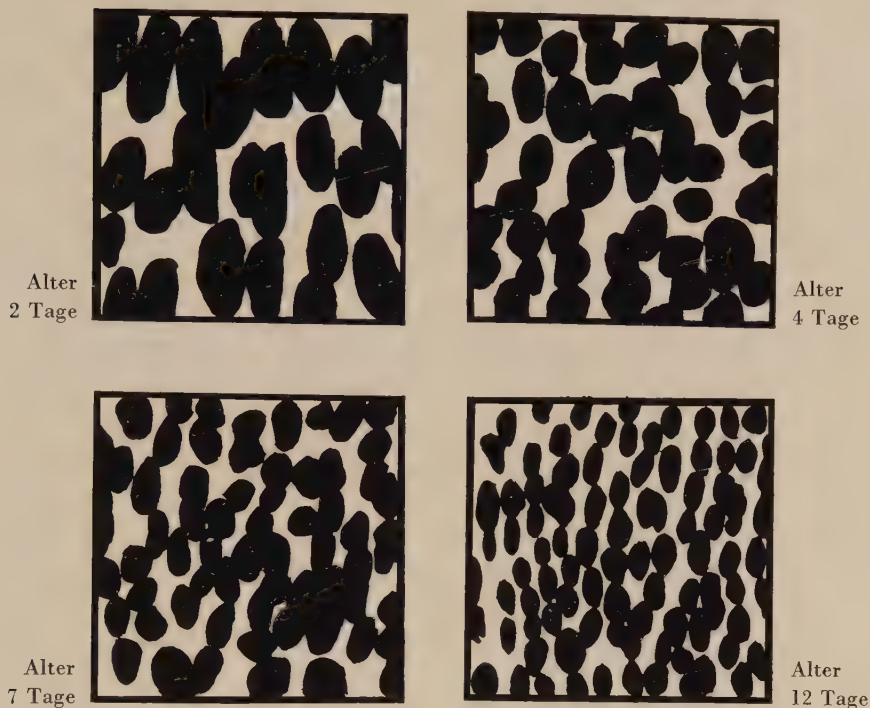


Abb. 85. Abnahme der Zellgröße und Zelldichte im Verlaufe der Ontogenese
(Matrix)



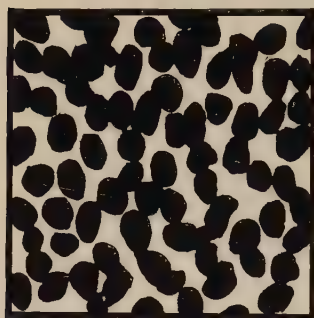
pol, eine dem Pallium der Reptilien sehr ähnliche Ausbildung der dorsalen Hemisphärenwandung mit deutlich erkennbarer Schichtung, starkes Hervortreten der paläostriatalen Teile, geringe Verlagerung des Archistriatum in ventraler Richtung und relativ geringe Längenausdehnung der Hemisphären.

Als Vergleichsmaterial aus der Ordnung der Coraciiformes konnten wir noch einige Exemplare des Eisvogels (*Alcedo atthis*) untersuchen. Die Formung und Untergliederung entsprach jedoch durchwegs den Verhältnissen wie wir sie beim Bienenfresser angetroffen haben.

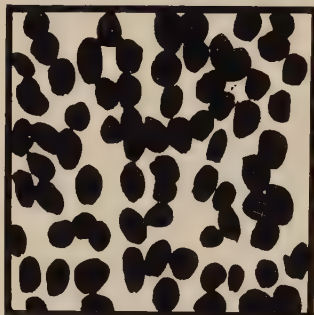
Abb. 86. Abnahme der Zellgröße und Zelldichte in verschiedenen Regionen

Paläostriatum augmentatum

Paläostriatum primitivum



Alter
4 Tage

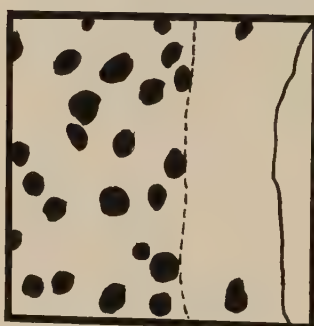
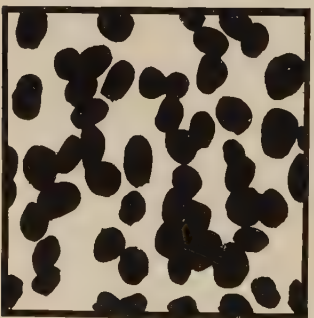


Alter
7 Tage



Alter
12 Tage

Wulstgebiet



«Rinde»

4. BEMERKUNGEN ZUR HISTOLOGIE

Histologische Untersuchungen am Vogelhirn wurden bis jetzt nur selten vorgenommen. Vor allem fehlen präzise Beschreibungen der Zelltypen in den verschiedenen Kerngebieten des adulten Vorderhirnes. STINGELIN [1955] gab eine erste Darstellung von Zellgröße und Zelldichte im Vorderhirn von Turmfalk und Waldkauz. Dabei zeigte es sich, daß Paläostriatum, Archistriatum und Ektostriatum sehr großzellig sind, während die Zellkerne des Nucleus intercalatus und des Hyperstriatum ventrale sehr klein sind. Die übrigen Gebiete lassen sich in dieser Beziehung nicht besonders auszeichnen.

Über die Differenzierung der einzelnen Zonen im Verlaufe der Ontogenese ist unseres Wissens noch nichts bekannt. Einzig ROSÉ hat in seinen embryologischen Beschreibungen als Kriterium für die Rindenbildung das Auftreten von pyramidenförmigen Elementen im viertägigen Hühnerkeim angegeben. Er machte jedoch keinerlei Bemerkungen über Form und Größe dieser Zellen, und unsere Untersuchungen ergaben in dieser Richtung keine vergleichbaren Ergebnisse.

In neuester Zeit publizierte KÄLLÉN [1955] eine Arbeit über die Variation der Mitosezahl im Verlaufe der Ontogenese in verschiedenen Hirngebieten beim Hühnchen und Kaninchen.

Im folgenden sollen unsere Feststellungen bezüglich Zellgröße und Zelldichte sowie der Zelldifferenzierung im Verlaufe der Embryonalperiode kurz zusammengefaßt werden, als eine Anregung für weitere Verfolgung dieses Problems.

Die ersten Stadien, bis zum Beginn der Bildung des Telencephalons, zeigen eine mehrere Zellagen dicke Wand des Prosencephalons. Die Zellkerne sind durchwegs sehr groß, etwa $10 \times 15 \mu$, ihre Längsachse liegt radial in bezug auf die Ventrikelhöhle (Abb. 87). Die Zellkerne sind relativ schwach gefärbt, sie enthalten zwei bis drei größere, dunkelgefärbte Schollen Chromatin sowie feinere nicht so stark tingierte Granula. Zellteilungen mit besonders deutlich hervortretenden Mitosen finden sich vor allem in der den Ventrikel auskleidenden Schicht, doch können wir in diesem Stadium noch nicht von einer eigentlichen Ependymzone sprechen, sondern müs-

sen die ganze Wandung als Matrix betrachten, da auch in den peripheren Zonen Zellteilungen erkennbar sind.

Etwa zur gleichen Zeit, wie sich die Hemisphären entwickeln, zeigt sich auch eine erste Differenzierung in der Hirnwandung. Wir unterscheiden in diesem Moment eine Matrix mit beginnender Ausbildung einer Ependymzone, dann eine Mantelzone mit Zellen, die aus der Matrix einwandern, und schließlich noch eine praktisch zellenfreie Zone, die «Rinde», welche, mehr oder weniger gut differenziert, den peripheren Abschluß der Hirnmasse darstellt. Im Laufe der Ontogenese bilden sich aus dieser Schicht die kortikalen Strukturen des Adulthirnes (Abb. 88).

Zwischen Matrix und Mantelschicht finden wir eine sehr starke Kapillarisierung; dadurch entsteht oft der Aspekt einer Kernabgliederung, wie sie von KÄLLÉN postuliert wird. Unsere histologischen Untersuchungen deuten jedoch eher auf ein kontinuierliches Auswandern der Matrixzellen in die Mantelschicht hin. Nur in groben Zügen erfolgt die Hirngliederung in Kerngebiete früh (Basalganglion, D 1 und D 2), während die Feingliederung (Neostriatum, Ektostriatum, Hyperstriatum) innerhalb des Großkernes autochthon durch Faserwachstum sowie Spezifizierung der verschiedenen Zellen erfolgt. Diese Hypothese wird gestützt durch Beobachtungen über das Auftreten der Mitosen, die zu einem überwiegenden Teil nur in der Matrix anzutreffen sind, und hier wieder zu einem Großteil in der Ependymzone, das heißt in den zwei bis drei dem Ventrikel direkt anliegenden Zellagen. Außerhalb dieser Gebiete finden wir nur noch vereinzelt Zellteilungen.

Die Zellgröße beträgt in diesem Stadium noch rund $8 \times 12 \mu$, eine Differenzierung der Zellen hat noch nicht stattgefunden, und auch die zytologischen Verhältnisse entsprechen denjenigen des ersten Stadiums.

Bis zu den ältesten untersuchten Embryonen (bei allen Formen der Schlüpfmoment, unbekümmert um die Brutdauer) können wir die oben erwähnte Schichtung verfolgen. Besonders auffallend ist auch, daß die Kapillarisierungszone, wie sie im zweiten Stadium geschildert wird, bei verschiedenen Vogelarten mehr oder weniger gut ausgeprägt ist und vom 10. Bruttag an nur noch schwer nachweisbar, immer jedoch der Matrix anliegend ist.

Die Dichte und Größe der Matrixzellen nimmt im Verlaufe der Ontogenese sukzessive ab, gleichzeitig mit einer ungefähr gleichmäßigen Abnahme der absoluten Flächenausdehnung sowie

Abb. 87

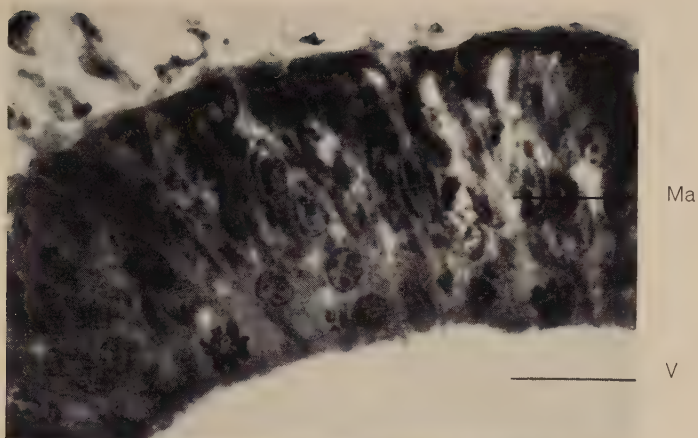


Abb. 88



Abb. 89

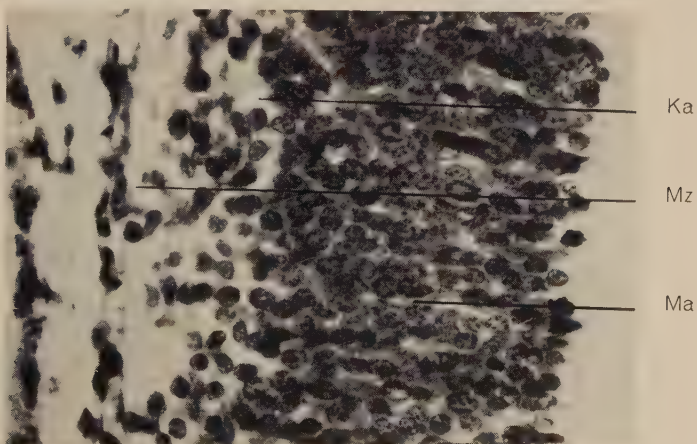


Abb. 90

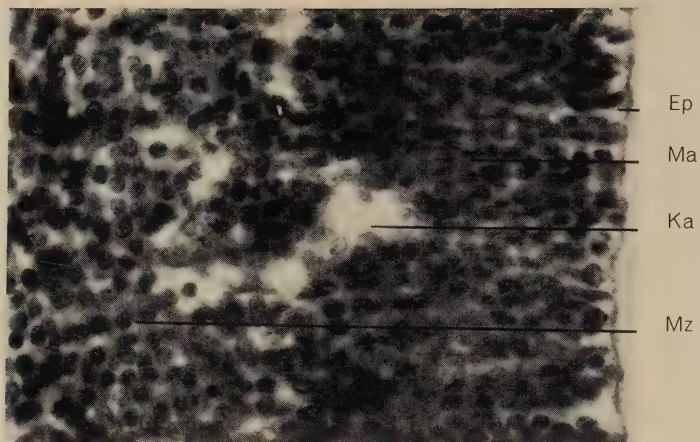


Abb. 91

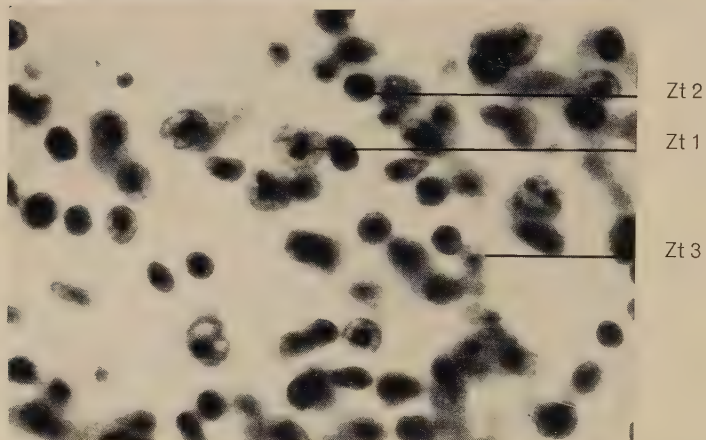


Abb. 92

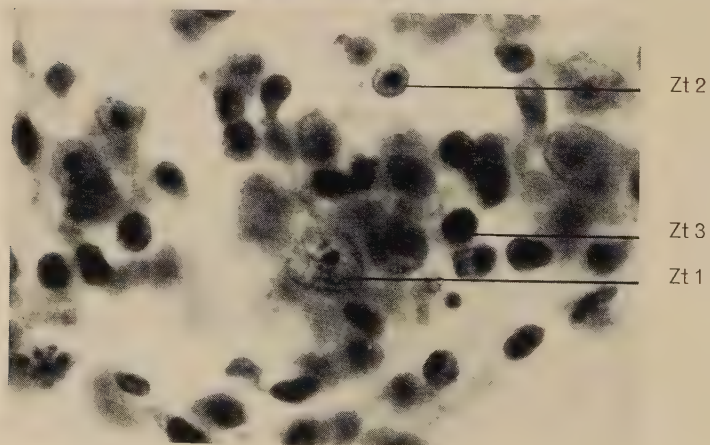
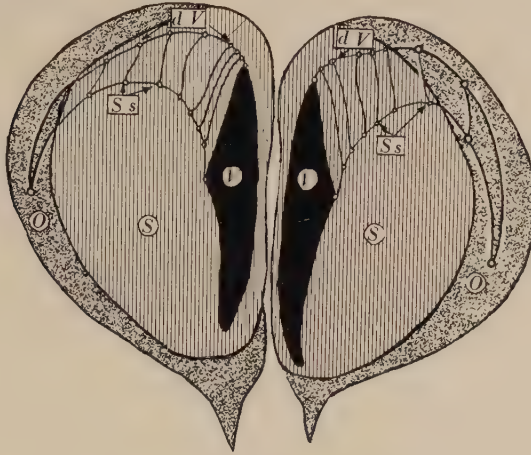


Abb. 93. Verlauf des Sulcus superstriaticus (Ss) in einer Aufrißprojektion.
 O = Umrißprojektion, S = Schnittfläche, V = Ventrikel in der Schnittfläche,
 dV = dorsale Ventrikelkante.



einer immer deutlicher werdenden Abgliederung einer Ependymzone.

Betrachten wir wiederum die Stadien um den 12. bis 14. Bruttag, so erkennen wir zu diesem Zeitpunkt schon eine ausgeprägte Differenzierung der Zelltypen, allerdings nicht so spezifisch wie im Adulthirn. So können zum Beispiel noch kaum typisch pyramidenförmige Elemente nachgewiesen werden. Doch *grosso modo* zeichnen sich die durch STINGELIN [1958] erfolgten Charakterisierungen der typischen Kerngebiete bereits ab.

Deutlich können drei Zelltypen unterschieden werden (Abb. 89 und 90). Typ 1, etwa $7 \times 10 \mu$, nur schwach angefärbt, mit einem deutlichen dunklen Nukleolus und feiner Granula. Typ 2, etwa 5μ im Durchmesser, ebenfalls mit einem dunklen Nukleolus, während der übrige Teil des Kerns kaum gefärbt ist. Typ 3, gleich groß wie Typ 2, aber durchwegs dunkel gefärbt, so daß der Nukleolus kaum sichtbar ist.

Der früheste Zeitpunkt einer Differenzierung tritt etwa um den 10. Bruttag im Paläostriatum auf, dort zeichnet sich das Paläostriatum augmentatum durch eine größere Zellendichte bei kleineren Zellen, das Paläostriatum primitivum durch geringere Zellendichte

bei größeren Kernen aus. Innerhalb des ontogenetischen Geschehens erkennen wir generell wieder eine Abnahme der Zellengröße und Zellendichte (Abb. 86), wie wir sie auch in der Matrix konstatiert haben (Abb. 85).

Zusammenfassend läßt sich zeigen, daß im ersten Teil der Ontogenese die Dichte und Größe der Zellen in allen Regionen abnimmt. Die Spezifizierung der Zelltypen ist im Schlüpfmoment noch sehr gering. Im Vergleich mit dem Adultzustand haben wir annähernd die adulttypischen Zellengrößen, während die Zellendichte noch wesentlich höher ist. Das heißt, daß durch Einwirkung verschiedener Faktoren in der postembryonalen Periode sich die Zellendichte noch verringert. Auch die Tigroidsubstanz wird wahrscheinlich erst in diesem Zeitpunkt gebildet und damit entstehen die typischen Ganglienzellen.

5. DISKUSSION

a) Vergleich der frühen Embryonalstadien mit dem Reptilienhirn

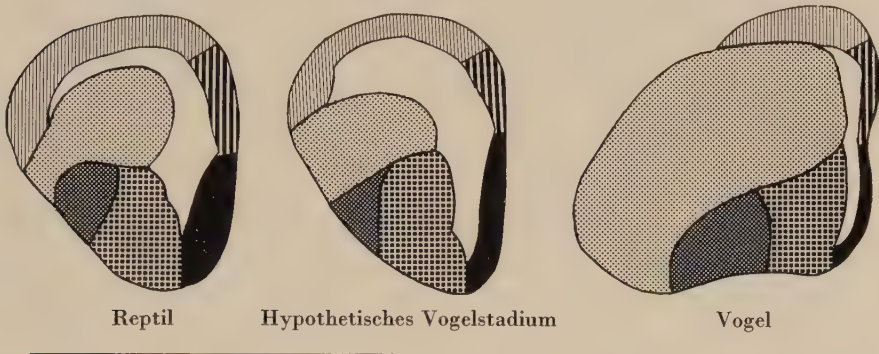
Wie schon KUHLENBECK und andere Autoren betont haben, finden sich in der frühen Embryonalzeit bei Vögeln Hirnausbildungen, die starke Anklänge an die Verhältnisse bei Reptilien (eventuell sogar bei Amphibien) aufweisen. Auch wir konnten im Verlaufe der Untersuchungen mehrfach solche Fakten erkennen. Besonders eindrucklich ist das sehr frühe Auftreten reptilienähnlicher Strukturen, die dann im Verlaufe der Ontogenese wieder verschwinden. Zu diesen zählen der Sulcus superstriaticus (nach HINES) sowie Bildungen in der Basis der Hemisphären, welche in der Gruppe der Vögel von KAPPERS als Eminentia basalis beschrieben werden. Bezeichnend ist für alle diese Strukturen, daß sie ein gewisses Optimum der Entwicklung um den sechsten bis siebenten Bruttag erreichen und dann sukzessive wieder abgebaut werden. Dieser Zeitpunkt fällt etwa mit dem Abschluß der Kerndifferenzierung zusammen (Stadium I–IV in Schema 4, S. 95).

Der Sulcus superstriaticus wurde von verschiedenen Bearbeitern der Vogelontogenese fälschlicherweise als Fissura neohyperstriatica angesehen. Die Rekonstruktionen haben jedoch eindeutig ergeben,

daß diese Furche, die schon im Rostralpol als Grenze zwischen D 1 und D 2 angelegt ist, im Occipitalpol in die laterale Ventrikelkante übergeht (Abb. 93). Vom 14. Bruttag an läßt sich dieser Sulcus bei allen untersuchten Vogelarten kaum mehr nachweisen.

Innerhalb der Klasse der Vögel zeigt sich eine graduelle Stufung der Reptilienähnlichkeit, die von den archaischen Typen zu den evoluierten Typen abnimmt. In gleicher Weise können wir auch innerhalb der Ordnungen einen solchen Gradienten erkennen; Vögel mit niederem Hemisphärenindex haben im allgemeinen einen reptilienähnlicheren Bau des Vorderhirnes als solche mit hohem Index. Dies zeigt sich vor allem in der Betonung des Riechlappens, in der Ausprägung der basalen Septumkerne sowie in einer Verbreiterung der ganzen Septumwand und, als letzter Punkt, im relativ größeren Anteil der paläostriatalen Gebiete an der ganzen Hirnmasse.

Schema 3. Phylogenetische Entwicklung Reptil-Vogelvorderhirn.



b) Das Problem der Gliederung der Hemisphären in ontogenetischer Sicht

Die genetische Zuordnung und Auffassung der striatalen Teile ist bis in die letzte Zeit Gegenstand von Kontroversen. Die gegenwärtig wohl am häufigsten vertretene Ansicht stützt sich auf die These KAPPERS, das Archi-, Ekto- und Neostriatum seien als stark gewucherte Region des Basalganglions (Paläostriatum) anzusehen, während das Hyperstriatum dem Pallium der Säuger homologisierbar sei.

STINGELIN [1955] hat diese Anschauung modifiziert und in Anlehnung an die Resultate KÄLLÉNS eine andere Deutung vorgeschlagen. Nach KÄLLÉN bildet die d^I - und d^{II} -Formation beim Vogel das Hyperstriatum accessorium und das Archipallium (siehe Tabelle 1 und 3). Die Proliferation d^{III} spaltet sich in Unterregionen auf: d_d^{III} bildet das Hyperstriatum dorsale und ventrale und d_v^{III} das Archi-, Ekto- und Neostriatum sowie das Paläopallium. Diese Zuordnung ist das Resultat der Homologisierungsversuche an verschiedenen Amniotenhirnen, und sie entsprechen KÄLLÉNS Auffassung der Ontogenese, die sich nur auf embryologische Merkmale stützt und die Verhältnisse des Adulttypes nicht in Betracht zieht.

Auf Grund unserer Untersuchungsbefunde versuchen wir in einer schematischen Darstellung die Entwicklung vom Reptilien- zum Vogelhirn zu charakterisieren (Schema 3).

Die Zuordnung des Hyperstriatum ventrale, des Neo-, Archi- und Ektostriatum bleibt unbestritten, um so mehr wir ja nachweisen konnten, daß Neostriatum und Hyperstriatum ventrale einem gemeinsamen Primordium entstammen und die Differenzierung erst in einem späteren Ontogenesestadium stattfindet. Man sollte deshalb das Hyperstriatum ventrale wohl eher als dorsalen Kern des Neostriatum ansprechen. Trotzdem wir die Entwicklung des Ektostriatum in unserer Arbeit nicht verfolgt haben, da es ohne Faserfärbung kaum lokalisierbar ist, würden wir in ontogenetischer Beziehung diese Region ebenfalls als Teil des Neostriatum mit ausgeprägter Faserstruktur ansehen. Der bei Vögeln stark gewucherte neostriatale Komplex würde also in drei Unterkerne gegliedert, das Hyperstriatum ventrale, das Ektostriatum und das eigentliche Neostriatum. Bewußt verzichten wir jedoch auf eine Auswertung dieses Ergebnisses in nomenklatorischer Beziehung.

Von den anfänglich erwähnten vier Kerngebieten nimmt das Archistriatum eine Sonderstellung ein. Wir treffen schon im Reptilienhirn eine sehr gut ausgeprägte striatale Zone, die sich gegen Paläostriatum und Neostriatum scharf abgrenzt. Als einziges Kerngebiet innerhalb des D 1-Komplexes ist das Archistriatum auch in der frühen Ontogenese beim Vogel schon eindeutig nachweisbar; es läßt sich in seinem Entwicklungsmodus also nicht mit den Differenzierungen im Neostriatum vergleichen.

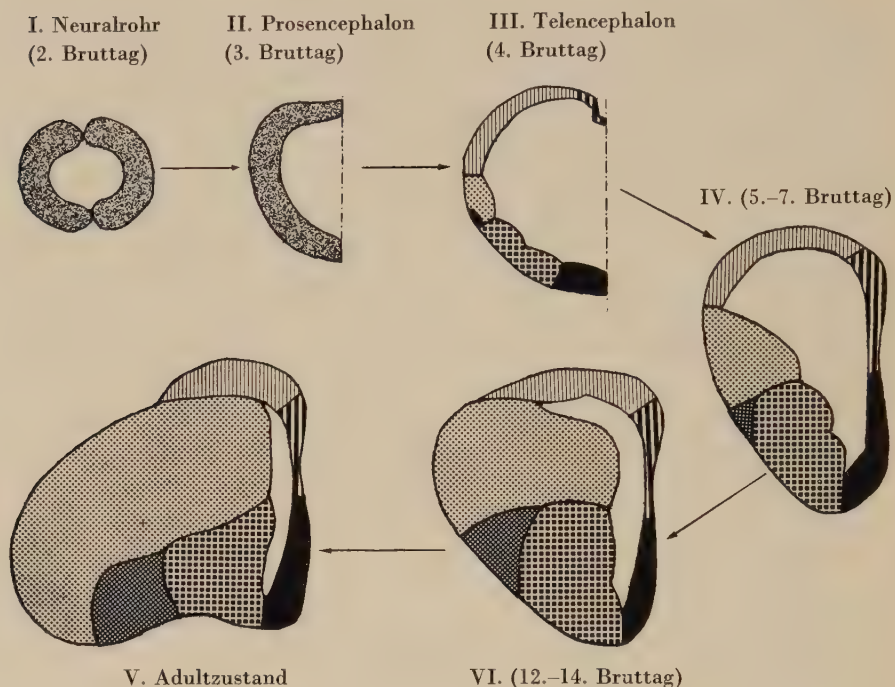
An dieser Stelle soll noch kurz auf das Problem des Nucleus basalis und des Nucleus tractus frontoarchistriaticus verschiedener Autoren eingegangen werden. KUHLENBECK ordnet beide Kerne der

dorsalen Bildungszone zu, eine Ansicht, die auch durch unsere Untersuchungen bestätigt ist; KÄLLÉN hingegen sieht in ihnen eine Proliferation der basalen Bildungszone. Wir würden jedoch diese Kerne ganz dem Archistriatum zuordnen, und zwar als rostrale Teile desselben. Wenn wir vorläufig das Archistriatum noch als phylogenetisch und ontogenetisch sehr früh selbständig gewordenen Kern der dorsalen Bildungszone betrachten, so halten wir uns damit nur an die gegenwärtig gültige Deutung. Die durch starke Faserzüge bedingte enge Beziehung des Archistriatum zum Basalganglion, die geringe absolute Größenzunahme im Vergleich mit dem neostriatalen Komplex, sowie die geringe Modifikation im Laufe des Evolutionsprozesses, lassen jedoch die Vermutung aufkommen, daß die Zugehörigkeit zum dorsalen Komplex nicht als gesichert zu betrachten ist. Wie unsere und auch die Untersuchungen STINGELINS [1958] zeigen, scheint das Hyperstriatum dorsale mit der Bildungszone D 1 genetisch nicht in Beziehung zu sein. Wir treten damit in den Problemkreis des sogenannten Sagittalwulstes, einer vogeltypischen Bildung, die aus dem Pallium der Reptilien entstanden ist und oft dem Cortex der Säuger homologisiert wird. Die Wulst-region ist durch die Lamina frontalis superior mit dem darunterliegenden Hyperstriatum ventrale verwachsen und läßt sich in dorsoventraler Richtung in drei Kerngebiete einteilen: Hyperstriatum accessorium, Nucleus intercalatus und Hyperstriatum dorsale. Da jedoch diese Regionen in der Ontogenese kaum zu trennen sind, verzichten wir auf eine Untergliederung.

Wie wir im Verlaufe unserer Untersuchungen zeigen konnten, bildet sich im Vogel schon früh eine dem Sulcus superstriaticus der Reptilien homologe Bildung, die allerdings bis zum Schlüpfmoment reduziert ist. Oberhalb dieses Sulcus ist die dorsolaterale Wand stark verdickt; DURWARD bezeichnet dieses Gebiet mit Cortex, und wie spätere Stadien zeigen, müssen wir in dieser Verdickung das Primordium des Wulstes sehen. Da sowohl dieses wie auch das Primordium des Neo-Hyperstriatum stark wachsen, verengt sich der laterale Ventrikel immer mehr, so daß zum Schluß durch Obliteration die Lamina frontalis superior entsteht. In Schema 5 wurde versucht, diese Phylogenese darzustellen.

Inwieweit DURWARDS Ansicht zutrifft, das Primordium des Neo-Hyperstriatum sei eine Wucherung der periepandymlen Zellschicht, soll nicht weiter diskutiert werden, doch können wir uns der Hypothese KÄLLÉNS nicht anschließen, der annimmt, daß die Prolif-

Schema 4. Die Differenzierung der Vorderhirnkerne im Laufe der Vogelontogenese.



feration d^{III} durch Auswanderung aus der dorsalen Bildungszone in laterale Gebiete zustande komme. Wie sich die Bildung von Zellsäulen in radialer Richtung histologisch gesehen zeigt, dürfte eine Entstehung der Primordien durch autochthone Zellteilung (nach DURWARD) wahrscheinlicher sein. Deshalb vertreten wir auch die Auffassung KUHLENBECKS, daß sich die dorsale Bildungszone in drei longitudinale Primordien gliedere, nämlich D 1, D 2 und D 3.

c) Der dynamische Ablauf der Kerndifferenzierung

Die Beschreibung der Kernbildung in verschiedenen Vogelarten zeigt uns eine ausgeprägte Sukzession im Wachstum derselben. Der Bildung des Prosencephalons aus dem primären Hirnrohr (Stadium II, Schema 4) folgt jene des Telencephalons durch Auswachsen der

beiden Hemisphären. Erst auf dieser Stufe beginnt die Differenzierung der Hemisphärenwandung.

Das ganze Wachstum läßt sich durch zwei zeitliche Gradienten charakterisieren, nämlich einen in ventrodorsaler und einen in ventrolateraler Richtung.

Zuerst differenziert sich in der laterobasalen Wand rostral des Recessus opticus das Primordium des Paläostriatum (B 1 und B 2) als leichte Vorwölbung in den Ventrikelraum. Etwas später folgt dorsal dieser Zone das Primordium des Neo-Hyperstriatum (D 1), dessen Wachstumstendenz vor allem in rostraler Richtung geht (Stadium III, Schema 4). Zwischen diesen beiden Primordien finden wir die Fissura neopaläostriatica. Im Querschnitt betrachtet bleibt das letztere Primordium zwar hinter jenem des Paläostriatum zurück, doch stößt es in der Längsrichtung zuerst rostral, dann aber auch kaudal über die Grenzen des ersteren vor. In diesem Moment beschränkt sich das Wachstum also noch auf die Longitudinalrichtung, sobald aber Rostral- und Occipitalpol vom Primordium erreicht sind, beginnt auch das Wachstum in der Querrichtung, das heißt von nun an verdicken sich die lateralen Wände der Hemisphären stark. Schon jetzt ist ventrolateral vom neostriatalen Primordium das Archistriatum als gut ausgeprägte Kernzone vorhanden (Stadium IV, Schema 4). Dieses Stadium charakterisiert in auffallender Weise die Verhältnisse im Reptilienhirn. Bis zu diesem Moment könnte man also von einer reptilientypischen Entwicklungsphase sprechen. Gleichzeitig wird uns damit die relativ geringe genetische Beziehung des Archistriatum zum Neostriatum vor Augen geführt.

Der vogeltypische Zustand wird durch die nun einsetzende rapide Vergrößerung des Neostriatum erreicht. Durch dieses Wachstum wird das Paläostriatum rostral, lateral und kaudal überlappt und das Archistriatum in seine ventrolaterale Lage gedrängt (Stadium V und VI, Schema 4). Zusammen mit dieser Bildung setzt auch die Formierung des Wulstes als zweites vogeltypisches Charakteristikum ein; sie ist je nach Vogelart großen Variationen in Ausdehnung und Form unterworfen. Im Zuge dieser Entwicklungen verschwindet die anfängliche Gliederung des Ventrikels sukzessive.

Erst zwischen dem 12. und 14. Brutttag, respektive Embryonalentwicklungstag finden wir eine Differenzierung des Primordium des Neo-Hyperstriatum in das Neostriatum und das Hyperstriatum ventrale. In diesem Moment können wir jedoch über die Differen-

zierung des Wulstes noch nichts aussagen, da Zelldichte und Zelltypen, die als Kriterien angesehen werden müssen, noch keine eindeutigen Schlüsse zulassen.

Ganz allgemein muß gesagt werden, daß die meisten der Autoren viel zu früh im Embryonalwachstum die Kerndifferenzierung sehen wollten, während sie eigentlich, wie wir zeigen können, relativ spät, dann aber in kurzer Zeit vor sich geht. Die Feingliederung der Kerne, die von einigen Autoren bereits im embryonalen Material weitgehend gedeutet wird und deshalb umstritten ist, fällt mit ziemlicher Sicherheit erst auf das postembryonale Wachstum; während diesem findet wahrscheinlich zur Hauptsache eine Vermehrung der Fasersubstanz statt, wie uns die Abnahme der Zelldichte im Verlaufe der Ontogenese zeigt. Dabei formen sich auch erst die definitiven Verhältnisse, das heißt die Variation der einzelnen Kerne bezüglich der Zelldichte, welche uns ein Kriterium zur Kennzeichnung der Regionen gibt (STINGELIN [1956]).

Wie schon mehrfach betont, ist die Hypothese auf basale Entstehung der striatalen Regionen verständlich, besonders wenn zur Untersuchung späte Embryonalstadien verwendet werden, bei welchen das starke laterale Wachstum des Neostriatum schon eingesetzt hat. Dadurch wird die ehemals laterale Wand in die ventrale Lage verschoben. Durch unsere ontogenetischen Untersuchungen wird jedoch bestätigt, daß das Paläostriatum aus der latero-basalen Wand, das Neostriatum mit seinen Gliedern aus der lateralen und der Wulst aus der dorsolateralen Wand des primären Vorderhirnes entsteht.

d) Die morphologische Bewertung des Schlüpfmomentes

In verschiedenen Beziehungen wurden in den vergangenen Jahren an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel Untersuchungen über die Ontogenese der Vögel durchgeführt. PORTMANN [1954] hat diese Resultate zusammengefaßt und gezeigt, daß in der bis anhin als gleichförmig betrachteten Vogelontogenese, sowohl in der embryonalen als postembryonalen Periode, zeitliche und massenmäßige Unterschiede hinsichtlich der Entwicklung bestehen. Als erstes allgemeines Maß hat PORTMANN [1942] in einer Studie über die Postembryonalzeit der Vögel den Begriff der Vermehrungszahl eingeführt. Diese gibt an, um welches Vielfache des Anfangsgewichtes sich während deren Ablauf ein bestimmter Hirnteil massenmäßig

vermehrt. Die gefundenen Zahlen zeigen in drastischer Weise die Gliederung der Vogelarten im Zusammenhang mit dem Schlüpfzustand in einen Nesthocker- und einen Nestflüchterttypus.

Es ergeben sich zunächst Werte für den Stammrest von Nestflüchtern zwischen 2,2 und 4,2; für Nesthocker zwischen 2,9 und 6,5. Noch viel aufschlußreicher sind die Angaben für die Hemisphären, nämlich für Nestflüchter Zahlen zwischen 3,23 und 6,49 und für Nesthocker zwischen 8,79 und 37,43.

Da die Hemisphären ein entscheidendes Faktum für die Ranghöhe sind, wie sie durch die Hemisphärenindices (PORTMANN [1946/1947]) bestimmt wird, liegt die Annahme nahe, daß die Ausdifferenzierung des Hirns, speziell aber der Hemisphären erst im Laufe der Postembryonalzeit erfolgt. Das heißt, daß ein ranghohes Hirn (großer Index der Hemisphären) einen längeren Entwicklungsgang benötigt als ein rangniederes (kleiner Index). Diese Vermutungen finden in den obenerwähnten Studien eine Bestätigung. Betrachtet man die gefundenen Werte, so kann man aus ihnen schließen, daß ein Nestflüchter mit einem differenzierteren, reiferen Hirn schlüpft als ein Nesthocker. Dies könnte zur Annahme verführen, die Hemisphären hoch evoluerter Gruppen seien im Schlüpfmoment in ihrer Entwicklungsstufe sehr weit zurückgeblieben.

SCHIFFERLI [1948] stellt fest, daß die ersten Myelinisationserscheinungen im Vogelhirn um den 11. bis 14. Tag nachzuweisen sind. Es muß also zu diesem Zeitpunkt ein bestimmter Entwicklungszustand erreicht sein.

Andererseits wird in der Studie von Joos [1948] über die Ontogenese des Darmes beim Wellensittich festgestellt, daß anlagemäßig bei diesem extremen Nesthocker der Adultzustand schon vor dem Schlüpfmoment erreicht wird. Eine vergleichende Untersuchung an anderen Organkomplexen wurde bis jetzt nicht durchgeführt, immerhin lassen die vorhandenen Resultate gewisse Schlüsse zu. Verschiedene Tatsachen deuten darauf hin, daß es im Verlaufe der Vogelontogenese ein Stadium frühester Schlüpfreife gibt, die etwa mit der niedrigsten Brutdauer bei Passeriformes (11–14 Tage) verwirklicht ist. Dieses Stadium wird ebenfalls bei Formen mit längerer Brutdauer etwa um den 14. Tag erreicht. Joos kommt zum Schluß, daß der 13.–14. Tag der früheste ontogenetische Termin für eine Verdauungsleistung des Darmsystems sein kann. Leider ist das Vergleichsmaterial für eine generelle Deutung dieses Phänomens vorläufig noch zu klein.

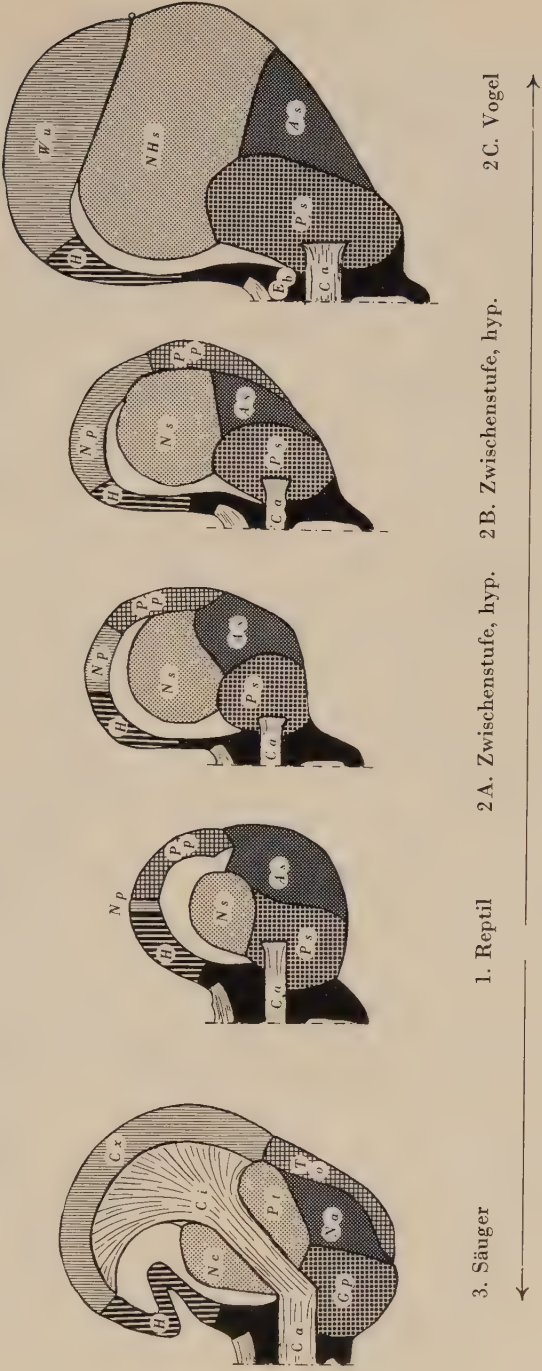
Diese Einzelbefunde legen uns eine sorgfältige Prüfung der Differenzierung des Zentralnervensystems im Zusammenhang mit dem Schlüpfmoment nahe.

KÄLLÉN [1953] verfolgte die Differenzierung der Kerngebiete am Vorderhirn der Vögel bis zu einem Stadium, bei dem er die Adultstrukturen erkennen konnte, doch stellte er den Zeitpunkt dieser Erscheinung im ontogenetischen Geschehen nicht fest.

Unsere Arbeitshypothese tendierte ursprünglich mehr in Richtung auf die Resultate PORTMANNs, daß im postembryonalen Teil der Ontogenese nicht nur eine Massenzunahme des Hirnes stattfindet, sondern auch ein Großteil der Kerndifferenzierung. Eine Annahme, die durch die ziemlich gleichförmig verlaufenden frühesten Entwicklungsstadien anfänglich bestätigt wurde. Aber später zeigte es sich, daß die Kerndifferenzierung durchwegs im Verlauf der Embryonalzeit stattfindet, ja sich wahrscheinlich sogar bei allen Vogelgruppen auf die ersten zwei Wochen der Bebrütung beschränkt. Im Zusammenhang mit den Untersuchungen SCHIFFERLIS kann man annehmen, daß die Myelinisierung erst beginnt, wenn die Großgliederung der Kerne und, mit diesem Vorgang verbunden, die Hauptfaserstränge angelegt sind. Können wir doch auch konstatieren, daß um den gleichen Termin die etwa am vierten Bruttage beginnende Ausdifferenzierung der Verbindungsstrakte abgeschlossen ist.

Durch die Resultate verschiedener Untersuchungen darf man als gesichert betrachten, daß die Skulptur des Gehirns erst in der späten embryonalen Phase geprägt wird, das heißt, daß dabei Kraftkomponenten infolge des Wachstums formgebend auftreten. Verblüffend ist nun unser Ergebnis, daß etwa vom 10. Bruttage an selbst bei Vertretern extremer Entwicklungsrichtungen (z. B. Schleiereule, Bienenfresser) die Prägung von Adultmerkmalen stattfindet. So zeigen sich bei der Schleiereule die typische Stauchung der Basalregion und beim Bienenfresser die Ausprägung des Riechlappens. Das Unpaarigwerden der Bulbi olfactorii durch Zusammenwachsen findet allerdings etwas später, erst zwischen dem 12. und 14. Bruttage statt. Wir konstatieren also in diesem Moment ebenfalls eine Abweichung der Differenzierung von einem bis jetzt indifferenten Entwicklungsschema.

Schema 5. Entwicklung und Homologisierung der striatalen und pallialen Regionen bei Reptil, Vogel und Säuger.



e) *Das Problem der Homologisierung*

Abschließend möchten wir nochmals auf die Zuordnung der Kerngebiete bei Reptil, Vogel und Säuger zurückkommen.

STINGELIN [1956] hat anhand der Resultate KÄLLÉNS über die Vogelontogenese den Versuch einer modifizierten Deutung der genetischen Homologien unternommen. Er postulierte dabei die folgende Gliederung: Der Hippocampus ist dem Archipallium homolog; der ganze Komplex, der von Hyperstriatum dorsale und ventrale, Neostriatum, Ektostriatum und Archistriatum gebildet wird, entspricht dem Neocortex der Säuger (bedingt auch dem Neopallium der Reptilien); das Paläostriatum wird mit dem Basalganglion homologisiert.

Durch unsere Untersuchungen hat sich nun gezeigt, daß wohl das Schema von KAPPERS modifiziert werden muß, die von STINGELIN vertretene Gliederung aber dem ontogenetischen Geschehen nicht ganz entspricht.

Wir müssen die Veränderungen des Vogelvorderhirnes gegenüber Reptil und Säuger in zwei typische Entwicklungsphasen trennen.

1. In eine Wucherung des Neostriatalen Komplexes der Reptilien, wobei sich dieser untergliedert in das eigentliche Neostriatum, das Ektostriatum und Hyperstriatum ventrale, während das Archistriatum in seiner Sonderstellung erhalten bleibt.

2. In eine Wucherung der bei Reptilien sehr stark reduzierten neopallialen Region, in deren Verlauf sich das Hyperstriatum dorsale und accessorium sowie der Nucleus intercalatus bildet. Mit diesen Wachstumsvorgängen ist eine Streckung des Paläopalliums verbunden, dessen Reste wir beim Vogel als «dorsal surface area» über dem Archistriatum erkennen (CROSBY).

Mit dieser Deutung ist natürlich die phylogenetische Herkunft des neostriatalen Gebietes sowie des Archistriatum noch nicht geklärt. Wir nehmen indessen an, daß sich diese Regionen beim Vogel aus den homologen striatalen Gebieten des Reptils herleiten lassen.

Ausblickend auf die Homologie bei Säugern können wir uns mit der Auffassung KÄLLÉNS nicht einverstanden erklären, sondern neigen eher zur Ansicht, die PORTMANN [1948] vertritt.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die ontogenetische Differenzierung des Vorderhirnes bei Vögeln wird bei Vertretern niedriger und hochevoluierter Gruppen untersucht und verglichen. Sowohl Psittaciformes als Passeriformes werden eingehend, Apodiformes, Strigiformes, Casuariformes und Coraciiformes nur kursorisch betrachtet.

2. Wir stellen fest, daß die Differenzierung etwa um den vierten Bruttag in der basalen Region rostral des Recessus opticus beginnt (Paläostriatum, B 1 und B 2) und sich dann auf die dorsolateralen Gebiete ausdehnt (Neostriatum, D 1 und D 2, Wulst). Wir weisen darauf hin, daß während der Ontogenese reptilienähnliche Strukturen entstehen, wie zum Beispiel der Sulcus superstriaticus, die jedoch spätestens um den 12.-14. Entwicklungstag verschwinden.

3. Es zeigt sich, daß auch bei extrem verschiedener Brutdauer um den 12.-14. Entwicklungstag sämtliche Hauptkerngebiete angelegt sind. Dieser Zeitpunkt fällt annähernd zusammen mit dem Beginn des Myelinisationsprozesses (SCHIFFERLI [1948]) und dem Abschluß der Darmdifferenzierung (Joos [1948]). In diesem Zusammenhang wird auf das Problem der Schlüpfreihe hingewiesen.

4. Die mit der Evolution innerhalb der Vogelgruppen verbundene, verhältnismäßig intensive Wucherung des Neostriatum und des Wulstes, die eine Verlagerung des Archistriatum ventralwärts sowie eine rostrale, laterale und kaudale Überlappung des Paläostriatum durch das Neostriatum bedingt, wird durch die vergleichend-morphologische Reihe Schwalbe→Sperling→Rabenkrähe erläutert.

5. Es wird gezeigt, daß durch diese Massenverschiebung die Meinung verschiedener Autoren bezüglich rein basaler Herkunft der striatalen Wucherungen bedingt wurde.

6. Anhand histologischer Aspekte (Zellsäulenbildung in radialer Richtung) ergibt sich, daß die Hypothese DURWARDS auf autochthone Entstehung der striatalen Gebiete aus periepandymlen Zell-schichten zu vertreten ist.

7. In der Diskussion wird das Problem der Homologien Reptil→Vogel→Säuger aufgegriffen und anhand eigener Resultate versucht, eine Modifikation des KAPPERSSchen Schemas zu geben. Die Vergrößerung des striatalen Gebietes beim Vogel wird auf eine Wucherung des Neostriatum der Reptilien sowie des stark reduzierten Neopallium zurückgeführt. Der neopalliale Teil bildet das Wulstgebiet und wird mit dem Cortex der Säuger homologisiert.

L I T E R A T U R

- ABRAHAM, K.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Wellensittichs (*Melopsittacus undulatus*). *Anat. H., erste Abt.* 17: 589–670 (1901).
- BUMM, E.: Das Großhirn der Vögel. *Z. wiss. Zool.* 38: 430–467 (1883).
- CRAIGIE, E. H.: The cerebral Cortex in palaeognathine and neognathine birds. *J. Comp. Neur.* 73: 179–234 (1940).
- CROSBY, E. C.: The forebrain of *Alligator mississippiensis*. *J. Comp. Neur.* 27, 325–402 (1917).
- DURWARD, A.: Some observations on the development of the corpus striatum of birds, with special reference to certain stages in the Common Sparrow (*Passer domesticus*). *J. Anat.* 68: 492–497 (1934).
- EDINGER, L.: Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns; Untersuchungen an Vögeln. *Abh. Senckenberg. Nat. Ges.* 20: 334–426 (1903).
- FRITZ, W.: Vergleichende Studien über den Anteil von Striatumteilen am Hemisphärenvolumen des Vogelhirnes. *Rev. Suisse Zool.* 56: 461–491 (1949).
- HENRICH, G.: Untersuchungen über die Anlage des Großhirnes beim Hühnchen. *Sitz.-Ber. Ges. Morph. und Phys.* 12: 96–134 (1896).
- HINES, M.: The development of the telencephalon in *Sphenodon punctatum*. *J. Comp. Neur.* 35: 483–537 (1923).
- HUBER, G. C. und CROSBY, E. C.: The nuclei and fiber paths of the avian diencephalon, with consideration of the telencephalic and certain mesencephalic centers and connections. *J. Comp. Neur.* 48: 1–225 (1929).
- JOOS, CH.: Vergleichende Ontogenese des Darmtrakts von *Melopsittacus undulatus*. *Verh. Nat. Ges. Basel.* 53: 1–70 (1942).
- KÄLLÉN, B.: On the nuclear differentiation during ontogenesis in the avian forebrain. *Acta Anat.* 17: 72–84 (1953).
- Notes on the mode of formation of brain nuclei during ontogenesis. *C.R. Ass. Anat. XLII. Réunion.* 747–756 (1955).
- Studies on the mitotic activity in chick and rabbit brains during ontogenesis. *Kungl. Fysographiska sällskapet I Lund Forhandlingar.* 26: 1–14 (1956).
- KAPPERS, A.: The ontogenetic development of the corpus striatum in birds and a comparison with mammals and man. *Proc. Acad. Soc. Amsterdam.* 26: 135–158 (1923).
- KOCHER, C.: Das Wachstum des Gehirns beim Alpensegler, *Micropus melba*. *Rev. Suisse Zool.* 55: 57–116 (1948).
- KRABBE, K. H.: Studies on the morphogenesis of the brain in birds. *Munksgaard, Kopenhagen.* 1–100 (1952).

- KUHLENBECK, H.: The ontogenetic development and phylogenetic significance of the cortex telencephali in the chick. *J. Comp. Neur.* 69: 273–303 (1938).
- PORTMANN, A.: Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem. *Acta biotheoretica*. 1: 59–90 (1935).
- Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit. *Rev. Suisse Zool.* 49: 169–185 (1942).
- Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux, I–III. *Alauda* 14: 1–20. *Alauda* 15: 1–15 et 162–173 (1946).
- Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem. *Experientia*, Suppl. III: 138–154 (1955).
- ROSÉ, M.: Über die cytoarchitektonische Gliederung des Vorderhirnes bei Vögeln. *J. Psych. Neur.* 21: 278–352 (1914).
- SCHIFFERLI, A.: Über die Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star. *Rev. Suisse Zool.* 55: 117–212 (1948).
- SCHUHMACHER, O.: Die Entwicklungsgeschichte des Kiebitzgehirns. *Z. Anat. und Entwicklungsgesch.* 87: 139–251 (1928).
- STINGELIN, W.: Studien am Vorderhirn von Waldkauz (*Strix aluco* L.) und Turmfalk (*Falco tinnunculus* L.) *Rev. Suisse Zool.* 63: 551–660 (1955).
- Eine neue morphologische Deutung des Vogelgehirns auf Grund neuer Forschungsergebnisse. *Experientia* 12: 242–244 (1956).
- Vergleichend morphologische Untersuchungen am Vorderhirn der Vögel auf Grund cytologischer und cytoarchitektonischer Grundlage. Helbing & Lichtenhahn, Basel 1958.
- SUTTER, E.: Über das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühner- und Sperlingsvögeln. *Denkschr. Schweiz. Nat. Ges.* 75: Abh. 1, 1–110 (1943).
- WARNER, J.: The development of the forebrain of the american water snake (*Natrix sipedon*). *J. Comp. Neur.* 84: 385–448 (1946).

CURRICULUM VITAE

Am 29. März 1929 wurde ich, JOHANN RUDOLF HAEFELFINGER von Basel, in meinem Heimatort geboren. Ich bin der älteste Sohn des Prokuristen RUDOLF EMANUEL HAEFELFINGER (gestorben 1934) und seiner Gattin JOHANNA geb. SCHEUCHZER.

In meiner Vaterstadt besuchte ich die Primarschule und das Mathematisch-naturwissenschaftliche Gymnasium, wo ich im Frühjahr 1948 das Maturitätszeugnis (Typ C) erwarb. Anschließend absolvierte ich ein Werkstattpraktikum bei den Schweizerischen Bundesbahnen in Bellinzona. Darauf studierte ich während drei Semestern an der Abteilung III B der ETH in Zürich. Im Frühjahr 1950 immatrikulierte ich mich an der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel, wo ich während meiner Studienzeit Vorlesungen und Kurse der folgenden Herren Professoren und Dozenten besuchte: ANNAHEIM, BUCHNER, BÜHLER, FLÜCKIGER, GEIGER-HUBER, GEIGY, HANDSCHIN, HEDIGER, KUHN, KUNZ, LÜSCHER, MISLIN, NABHOLZ, NUESCH, OSTROWSKY, PORTMANN, REICHEL, SCHUBARTH, SCHUEPP, SPEISER, VISCHER, VONDERSCMITT, VOSSELER, WOLF-HEIDEGGER.

Die Nebenfachprüfungen legte ich in den Fächern Botanik, Geographie und Psychologie ab. Daneben bereitete ich mich auf das Mittel- und Oberlehrerexamen vor und war als freier Vikar an Basler Gymnasien tätig.

Die vorliegende Dissertation entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN in der Zeit vom Frühjahr 1955 bis 1957. Ich möchte an dieser Stelle nicht verfehlen, meinem verehrten Lehrer für seine Anteilnahme und seine wertvollen Ratschläge herzlich zu danken.

Ein besonderer Dank gilt auch meiner Mutter, die es mir, trotz des frühen Todes meines Vaters, in aufopferungsvoller Weise ermöglichte, mein Studium zu Ende zu führen.

Diese Arbeit wurde gleichzeitig für das Preisausschreiben der Firma J. R. Geigy A. G. in Basel eingereicht.